Pr 260 C1 [2e ex]

ISBN 2-85653-137-7

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie,
TOME 135

Michel LEMIRE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES FOSSES NASALES DES SAURIENS. ANATOMIE FONCTIONNELLE DE LA GLANDE « A SELS » DES LÉZARDS DÉSERTICOLES

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM PARIS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)
—
1985

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

© *Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle*, 1985

Source : MNHN, Paris

B-260C1

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A. Zoologie, Tome 135

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES FOSSES NASALES DES SAURIENS. ANATOMIE FONCTIONNELLE DE LA GLANDE « À SELS » DES LÉZARDS DÉSERTICOLES

par

Michel LEMIRE *

SOMMAIRE

pages

INTRODUCTION. 3

HISTORIQUE. 3

I. — Variabilité de la disposition des fosses nasales. 3

II. — Découverte de l'élimination saline extrarénale : les glandes « à sels ». 4

III. — La glande nasale externe : sa spécialisation en glande « à sels » chez les Sauriens. 5

IV. — L'élimination saline nasale chez les Sauriens. 6

PLAN DE TRAVAIL. 7

ANALYSE MORPHOLOGIQUE

MATÉRIEL. 9

MÉTHODES. 9

1. Techniques macroscopiques. 9
2. Techniques d'histologie topographique. 10
3. Techniques histochimiques. 10
4. Techniques histo-enzymologiques. 10
5. Techniques d'observation ultrastructurale. 10

CARACTÈRES ANATOMIQUES GÉNÉRAUX. 13

I. — Disposition des fosses nasales et de leurs annexes. 13

II. — Caractères histologiques généraux. 14

1. Epithélium vestibulaire. 14
2. Epithélium olfactif. 14

* Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

3. Epithélium respiratoire 15
4. Revêtement de l'organe de Jacobson 15
5. Composition de la glande nasale externe 16

ÉTUDE DESCRIPTIVE DE REPRÉSENTANTS DES FAMILLES SUIVANTES 17

Agamidae 17
Iguanidae 25
Lacertidae 42
Teiidae 50
Scincidae 52
Gekkonidae 56
Varanidae 61

HISTO- ET CYTO-ENZYMOLOGIE DE LA GLANDE « À SELS » 64

MODIFICATIONS DE LA GLANDE « À SELS » APRÈS SURCHARCHES EXPÉRIMENTALES 65

EMBRYOGÉNÈSE DE LA GLANDE « À SELS » 66

DISCUSSION

LES FOSSES NASALES 68

I. — Conformation des fosses nasales et de leurs annexes dans les différentes familles 69

II. — Structure de la capsule nasale dans les différentes familles 79

III. — Rapports avec la position systématique et le mode de vie 80

1. Le vestibule 80
2. Le cavum 83
3. Le sillon choanal et le canal lacrymal 85
4. La glande nasale externe 89
5. La capsule nasale cartilagineuse 93

LA GLANDE « À SELS » DES SAURIENS 93

I. — Variabilité morphologique de la glande « à sels » des Sauriens 93

II. — Organisation fonctionnelle de la glande « à sels » 95

III. — Structure des cellules « à sels » 96

IV. — Relations structure-fonction 98

HYPOTHÈSES PHYLOGÉNÉTIQUES 101

I. — Confrontation des « tendances » observées au niveau des fosses nasales avec les hypothèses phylogénétiques nouvelles 103

II. — Origine de la glande « à sels » des Sauriens 104

III. — Origine des cellules « à sels » 107

CONCLUSION 109

BIBLIOGRAPHIE 113

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les fosses nasales interviennent dans plusieurs fonctions de relation avec le milieu environnant. Leur morphologie subit ainsi des pressions multiples, liées au mode de vie ou à l'habitat actuel des individus ou bien résultant d'une acquisition ancestrale, fonction des processus évolutifs de l'espèce. Ces pressions s'inscrivent plus ou moins profondément dans les différentes parties des fosses nasales ou dans les organes qui leur sont annexés.

Par les fosses nasales transite l'air inspiré et expiré. A cette fonction aérienne correspondent un épithélium « respiratoire » mucoïde et un épithélium malpighien qui fait transition avec le revêtement épidermique au niveau des narines. La configuration des cavités et la structure du revêtement interviennent dans le conditionnement thermique et hygrométrique de l'air ainsi que dans la prévention de la pénétration de particules étrangères. Les fosses nasales remplissent également une fonction sensorielle dont le siège réside dans l'épithélium olfactif qui tapisse une partie de la chambre principale et de l'organe de Jacobson. Enfin, chez les Reptiles, à l'exception des Crocodiliens, les fosses nasales entrent largement en rapport avec la cavité buccale par l'intermédiaire des choanes (ou narines internes). Elles sont aussi en relation, par le canal nasolacrymal, avec l'espace conjonctival qui entoure l'œil. Des glandes annexées au système cavitaire jouent généralement un rôle dans la lubrification ou l'humidification des parois. Cependant, dans certains groupes, elles perdent totalement ou partiellement cette fonction initiale au profit d'une nouvelle fonction : l'élimination d'électrolytes, émettant alors un fluide salin hypertonique qui joue un rôle dans l'osmorégulation du milieu intérieur. La glande nasale constitue dans ce cas un organe excréteur au même titre que le rein.

Les fosses nasales des Lépidosauriens ont fait l'objet de nombreux travaux d'anatomie comparée, parmi lesquels on peut citer ceux de BORN (1979), KATHARINER (1900), HOPPE (1934), MALAN (1948), PRATT (1948), STEBBINS (1948), BELLAIRS et BOYD (1950), PARSONS (1959, 1970), GABE et SAINT GIRONS (1976). Mais, si la configuration des fosses nasales est bien connue, l'histologie et surtout la cytologie de leurs constituants paraissent avoir été délaissées. Ceci est particulièrement frappant en ce qui concerne les glandes nasales. Si la fonction saline qui leur est dévolue dans certains cas a suscité l'intérêt des chercheurs, elle est rarement rapportée à la structure de l'organe. Nous nous sommes donc attaché à réviser les travaux antérieurs en les étendant à de nouvelles espèces animales et en appliquant des méthodes descriptives plus fines. L'accent est mis sur la structure des glandes nasales dont la fonction saline présente un intérêt particulier.

HISTORIQUE

1. — VARIABILITÉ DE LA DISPOSITION DES FOSSES NASALES.

Les variations de la forme et des dimensions des fosses nasales des Sauriens ont attiré depuis longtemps l'attention des chercheurs. Elles ont suscité de nombreuses études (BORN, 1879 ; ECKART, 1922 ; PRATT, 1948 ; STEBBINS, 1948 ; GABE et SAINT GIRONS, 1976). STEBBINS s'est intéressé particulièrement, chez les Iguanidés, aux rapports entre la morphologie du vestibule nasal d'une part et la position systématique et le mode de vie d'autre part. On s'accorde depuis à penser qu'un allongement du vestibule, accompagné du développement du manchon érectile qui l'entoure, favorise la vie dans les

Source : MNHN, Paris

zones arides et chaudes. Cependant, comme l'ont fait remarquer STEBBINS, puis GABE et SAINT GIRONS, les genres qui possèdent un tel dispositif ne sont pas nécessairement limités à un habitat xérophile, de même que les Lézards désertícoles ne montrent pas tous une telle adaptation, d'autres processus, tels que l'adaptation comportementale, intervenant pour une large part. Les variations de la disposition de la chambre nasale principale sont également importantes mais plus difficiles à systématiser.

II. — DÉCOUVERTE DE L'ÉLIMINATION SALINE EXTRARÉNALE : LES GLANDES « À SELS ».

Les glandes « à sels » sont des organes spécialisés qui, chez certains animaux, remplacent ou suppléent la fonction du rein dans l'excrétion des électrolytes. En général, le rein intervient de façon prépondérante dans le processus d'élimination du potassium, du sodium et des chlorures. Cependant, chez de nombreux Vertébrés non-mammaliens, d'autres organes ou tissus peuvent jouer un rôle dans le contrôle de l'équilibre hydrominéral entre le milieu intérieur et le milieu extérieur. Il en va ainsi de l'épithélium branchial des Poissons téléostéens, de la muqueuse intestinale, de la peau et de la vessie des Amphibiens, de la glande rectale des Sélaciens, de la glande postanale du Cœlacanthe ou bien encore de diverses glandes céphaliques des Oiseaux marins et des Reptiles marins ou terrestres. De tels systèmes excréteurs présentent des dispositifs structuraux témoignant de l'acquisition d'une spécialisation fonctionnelle et permettant le transport d'électrolytes, généralement considéré comme un phénomène cellulaire actif.

Chez les Poissons euryhalins, les travaux de KEYS (1931) et KROGH (1939) ont montré que le site probable de l'excrétion extrarénale était la région buccopharyngée et plusieurs types cellulaires de l'épithélium branchial ont été pressentis comme responsables de la sécrétion ionique (KEYS et WILLMER, 1932 ; BEVELANDER, 1935). De nombreuses investigations en microscopie électronique (DOYLE, 1960 ; DOYLE et GORECKI, 1961 ; PHILPOTT et COPELAND, 1963 ; THREADGOLD et HOUSTON, 1964) ont ensuite permis de définir les cellules impliquées dans l'élimination ionique.

Chez les Sélaciens, la glande rectale, connue macroscopiquement (SULLIVAN, 1908 ; HOSKINS, 1917 ; CROFTS, 1925), a été étudiée en détail par DOYLE (1960, 1962), BULGER (1963, 1965), KOMNICK et WOHLFART-BOTTERMANN (1966), CHAN et PHILLIPS (1967), STOCKEM et al. (1968). Elle possède des cellules spécialisées dans le transport ionique et élimine une solution concentrée de NaCl (BURGER et HESS, 1960). La glande postanale du Coelacanthe (MILLOT et ANTHONY, 1958, 1972 ; MILLOT et al., 1978) lui ressemble beaucoup (LEMIRE, 1976, 1977 ; LEMIRE et LAGIOS, 1979) et joue un rôle similaire (GRIFFITH et BUROICK, 1976).

La découverte de la glande « à sels » des Oiseaux est attribuée à COMELIN (1667) qui en rapporte l'existence chez les formes marines, sans en comprendre la fonction. Plus tard, JACOBSON (1813) compare cette glande à la glande de Stenon de la cavité buccale des Mammifères ; puis, NITZSCH (1820) et JOBERT (1869) en décrivent, avec plus de détails, la situation et l'anatomie. Ce n'est qu'au XX^{e} siècle que les études d'anatomie macroscopique et microscopique ont révélé la nature paire de l'organe, sa localisation dans le sillon supra-orbitaire de l'os frontal et son ouverture en rapport avec la narine (MARPLES, 1932 ; SCHILOMACHER, 1932 ; TECHNAU, 1936). Ces glandes, se développant à partir d'une expansion de l'épithélium nasal primitif et restant en contact avec la chambre nasale antérieure par un conduit excréteur (MARPLES, 1932), sont considérées comme glandes nasales. Quoique les auteurs aient remarqué qu'elles étaient plus développées chez les Oiseaux marins et que leur taille changeait en fonction de la salinité de l'eau de boisson, ils admettaient généralement qu'elles faisaient jaillir l'eau de mer hors des narines, de façon à protéger la muqueuse nasale (MARPLES, 1932 ; TECHNAU, 1936).

La fonction excrétrice de la glande nasale a été mise en évidence par SCHMIDT-NIELSEN et al. (1958) chez le Cormoran (*Phalacrocorax auritus*). Par la suite, les recherches se sont étendues à d'autres espèces d'Oiseaux marins et ont suscité de nombreuses études physiologiques, dont la plupart sont exposées dans l'ouvrage de PEAKER et LINZELL (1975). Le terme général de « glande à sels » a été utilisé par SCHMIDT-NIELSEN en 1960 car la découverte de la fonction saline intéressait la glande nasale

Source : MNHN, Paris

des Oiseaux marins mais aussi une glande postorbitaire, encore non identifiée, des Tortues marines (*Caretta caretta*) (SCHMIDT-NIELSEN et al., 1958).

L'existence de glandes similaires chez les Reptiles était connue (PETERS, 1890 ; ROSE, 1893 ; KATHARINER, 1900 ; STEBBINS, 1948), mais leur fonction restait conjecturale. SCHMIDT-NIELSEN et FANGE (1958) ont établi que de tels organes spécialisés existaient dans la région céphalique de représentants de trois ordres de Reptiles marins : les Tortues (*Caretta caretta, Malaclemys terrapin*), les Serpents (*Hydrophis ornata*) et les Lézards (*Amblyrhynchus cristatus*). Ces auteurs ont suggéré que la glande des Reptiles marins ressemblait à la glande supra-orbitaire des Oiseaux, par sa structure et par sa fonction. Les investigations ultérieures ont validé cette hypothèse. HOLMES et MC BEAN (1964), puis DUNSON (1969) ont observé chez *Chelonia mydas* et *Lepidochelys olivacea* la sécrétion d'un fluide de composition similaire à celui recueilli antérieurement chez *Caretta caretta*, tandis que l'homologie de la glande « à sels » chez les Chéloniens a été démontrée par les travaux de COWAN (1973) : il s'agit de la glande postorbitaire ou glande lacrymale. Chez les Ophidiens, les premières études concernant l'élimination extracloacale ont été entreprises sans connaître l'origine précise de la sécrétion (TAUB et DUNSON, 1967 ; DUNSON et TAUB, 1967 ; DUNSON, 1968). Les études morphologiques ont permis de lever l'incertitude concernant l'organe responsable de la sécrétion, également mis en évidence par canulation du canal excréteur de la glande sublinguale postérieure, chez *Hydrophis elegans* (DUNSON et al., 1971). L'existence d'une semblable voie d'élimination extrarénale est maintenant démontrée chez de nombreux Hydrophiidés (DUNSON et DUNSON, 1974) et chez les Acrochordidés (DUNSON et DUNSON, 1973) ainsi que chez un Homalopsiné (*Cerberus rhynchops*) où la glande prémaxillaire joue ce rôle (DUNSON et DUNSON, 1979). Les Crocodiliens paraissaient dépourvus de glande « à sels » mais TAPLIN et GRIGG (1981) ont rapporté, chez *Crocodylus porosus*, la présence de glandes linguales sécrétant du NaCl à des concentrations voisines de celle de l'eau de mer. Ces glandes s'observent aussi chez *Crocodylus acutus, C. johnstoni, Alligator mississippiensis* et *Caiman crocodilus*, cependant leur rôle dans la balance hydrominérale est inconnu.

Un des aspects les plus intéressants de ces glandes « à sels » reptiliennes est qu'elles ne sont pas homologues, dans la plupart des groupes, à la glande nasale supra-orbitaire des Oiseaux.

III. — LA GLANDE NASALE EXTERNE : SA SPÉCIALISATION EN GLANDE « À SELS » CHEZ LES SAURIENS.

Chez la plupart des Reptiles, une glande, paire, est annexée à la paroi latérale des fosses nasales. Généralement la plus développée des glandes nasales, elle s'étend en dehors de la capsule cartilagineuse, d'où sa dénomination de glande nasale externe. Elle n'apparaît que dans les derniers stades embryonnaires, sous forme d'une évagination pleine de la paroi dorsale ou latérale du vestibule. Son développement varie chez les Chéloniens : elle est volumineuse chez *Testudo* (SEYDEL, 1896) et *Chelydra* (NICK, 1912), bien développée chez *Kinosternon* (PARSONS et STEPHENS, 1968), mais réduite chez *Emys* (SEYDEL, 1896) et absente chez les Chélonlidés et les Dermochelydés (NICK, 1912 ; FUCHS, 1915). Chez les Crocodiliens et chez les Squamates, la glande occupe la même situation mais son développement est aussi très variable.

Chez la plupart des Chéloniens, existe une seconde glande nasale, la glande nasale médiale ou interne, comprise entre le septum cartilagineux médian et la chambre olfactive (SEYDEL, 1896 ; NICK, 1912 ; PARSONS, 1959). Elle s'ouvre dans la paroi ventromédiale de la chambre principale, à sa partie antérieure. Son développement varie selon les groupes. Elle fait défaut chez les Chéloniens marins (NICK, 1912 ; FUCHS, 1915). Elle n'existe pas non plus chez les Squamates alors que, chez *Sphenodon* (HOPPE, 1934 ; MALAN, 1946 ; PRATT, 1948 ; PARSONS, 1959), une glande similaire (l'orifice de la glande se situant dans le vestibule et non dans la chambre principale), longe ventrolatéralement le septum nasal.

Enfin, une glande internasale a été décrite chez le Serpent *Rhinophis* (BAUMEISTER, 1908), mais elle n'est pas connue chez les autres Squamates. Sa nature est d'ailleurs controversée (PARSONS, 1970).

Ainsi, chez les Sauriens, seule la glande nasale externe est présente, l'origine anatomique de la glande « à sels » ne peut donc être contestée.

Source : MNHN, Paris

Alors que les recherches sur les aspects comparés du métabolisme hydrominéral étaient en pleine expansion, l'attention a été portée sur les espèces marines. Ce n'est que cinq à six années après les observations de SCHMIDT-NIELSEN et al. (1958) que la présence d'une glande « à sels » a été remarquée chez les espèces terrestres. Les Lézards sont les seuls Reptiles terrestres à posséder une telle glande, mise en évidence, de façon indépendante, par SCHMIDT-NIELSEN et al. (1963), TEMPLETON (1963, 1964) et NORRIS et DAWSON (1964). SCHMIDT-NIELSEN et al. (1963) remarquèrent les incrustations nasales d'un Iguane vert (*Iguana iguana*) et leur richesse en potassium. Ils observèrent également une sécrétion similaire chez deux espèces désertícoles, l'Iguanidé *Dipsosaurus dorsalis* et l'Agamidé *Uromastix aegyptius*, après une injection intrapéritonéale de NaCl. L'étude des sécrétions provenant des glandes, nasale, lacrymale et de Harder, menée chez trois espèces de *Sauromalus*, a montré que seule la glande nasale externe produisait un effluent hypertonique, deux fois plus riche en potassium qu'en sodium (NORRIS et DAWSON, 1964). TEMPLETON (1964) fut le premier à recueillir le fluide émis par la glande nasale de deux Iguanidés, *Ctenosaura pectinata* et *Sauromalus obesus*, en insérant à travers la voûte osseuse une canule dans le conduit nasal antérieur, à proximité du débouché de la glande. La fonction de la glande nasale externe était ainsi définitivement établie : élaborant un produit mucoïde chez de nombreux Squamates, elle pouvait se spécialiser en glande « à sels ».

Cette élimination saline est maintenant reconnue chez bon nombre d'espèces sauriennes, soit spontanément, dans les conditions naturelles, soit en réponse à des stimulations expérimentales, soit encore de façon indirecte par l'analyse morphologique de la glande. Plusieurs ouvrages recensent ces travaux (SCHMIDT-NIELSEN, 1965 ; DANTZLER et HOLMES, 1974 ; DUNSON, 1969, 1976 ; MINNICH, 1979, 1982). La plupart des recherches entreprises chez les Lézards ont été suscitées par la connaissance de plus en plus précise du fonctionnement de la glande « à sels » des Oiseaux. Elles concernent surtout les modalités d'excrétion. Les travaux visant à décrire la structure de la glande sont nettement moins nombreux. Beaucoup n'apparaissent que sous forme d'une brève illustration appuyant des résultats physiologiques. On dispose ainsi de diverses observations morphologiques ou histologiques (NORRIS et DAWSON, 1964 ; PHILPOTT et TEMPLETON, 1964 ; DUNSON, 1969 ; GERZELLI et DE PICEIS POLVER, 1970 ; CROWE et al., 1970 ; DUVDEVANI, 1972 ; LEMIRE, 1975 ; SAINT GIRONS et al., 1977) ou bien ultrastructurales (VAN LENNEP et KOMNICK, 1970 ; ELLIS et GOERTEMILLER, 1974 ; SAINT GIRONS et JOLY, 1975 ; LEMIRE, 1975, 1978 ; LEMIRE et DELOINCE, 1977 ; SAINT GIRONS et al., 1981), mais celles-ci demeurent fragmentaires. L'anatomie des fosses nasales et de leurs annexes est mieux connue, surtout par les premières investigations (STEBBINS, 1943, 1948 ; MALAN, 1946 ; PRATT, 1948 ; BELLAIRS et BOYD, 1950 ; PARSONS, 1959) effectuées avant la reconnaissance de la fonction saline de la glande. La seule étude comparative est celle réalisée par GABE et SAINT GIRONS (1976), sur de nombreuses espèces lépidosauriennes réparties dans 28 familles, mais celle-ci n'est menée qu'à l'aide des seules techniques classiques d'histologie descriptive.

Un bon nombre de données font donc défaut pour aborder la morphologie fonctionnelle de la glande « à sels » des Sauriens. En particulier, la structure fine est encore mal définie. Même chez l'Iguane marin des Galapagos, premier Lézard chez lequel a été observée la fonction saline, la structure microscopique de la glande n'a jamais été décrite en détail. Les glandes nasales externes étudiées semblent posséder une caractéristique commune, les « segments striés » (GABE et SAINT GIRONS, 1971, 1976), le tubule présentant, sur des coupes longitudinales, des bandes de striation en microscopie photonique. En microscopie électronique, celles-ci paraissent renfermer le même type de cellules qui rappelle celui de la glande nasale (à sels) des Oiseaux. Toutefois, un petit nombre d'espèces seulement ayant été examiné, les relations entre la spécialisation tissulaire ou cellulaire et l'élimination saline ne sont pas encore totalement établies chez les Sauriens.

IV. — L'ÉLIMINATION SALINE NASALE CHEZ LES SAURIENS.

Comme chez les Oiseaux, la glande « à sels » des Reptiles intervient essentiellement dans l'excrétion d'ions monovalents. Chez les Lézards, elle élimine plutôt du potassium que du sodium, et, jusqu'à présent, il n'y a que trois exceptions à cette règle : les Iguanidés *Amblyrhynchus cristatus* et *Conolo-*

Source : MNHN, Paris

phus subcristatus et le Varanidé *Varanus semiremex*, tous soumis à un important apport alimentaire de NaCl et liés à un environnement particulier. Le premier se nourrit d'Algues immergées, le second occupe un milieu insulaire et consomme des plantes succulentes et le dernier ingère des Crabes, des Poissons et des Mammifères (DUNSON, 1969, 1974). Chez les espèces terrestres étudiées, pour la plupart végétariennes, l'excrétion potassique semble répondre au régime alimentaire. NORRIS et DAWSON (1964) ont été les premiers à suggérer cette relation chez *Sauromalus obesus*. De plus, la capacité d'élimination de la glande « à sels » se montre très variable chez les Reptiles, les espèces marines possédant des taux d'excrétion plus élevés que les espèces terrestres (DUNSON, 1969). Il semble donc que la quantité et la qualité de la sécrétion soient fonction de l'environnement et du régime alimentaire de l'animal. Ceci suggère que la demande physiologique accrue peut, ou a pu, durant l'évolution, stimuler plusieurs types de développement et/ou de spécialisation de glandes exocrines.

On peut donc attribuer aux glandes « à sels » une signification adaptative en raison de l'importance de leur développement chez les espèces à fort apport salin, mais aussi parce que leur présence reflète une évolution indépendante dans certaines lignées, comme chez les Chéloniens ou les Serpents marins. Chez les Lézards, la glande « à sels » est toujours nasale, mais il est encore impossible de dire si elle représente un caractère ayant évolué isolément dans chaque famille. Il paraît donc intéressant de développer l'étude anatomique de la glande nasale externe «à sels » en prenant en considération un plus grand nombre d'espèces, mais également en révisant certaines hypothèses par des recherches plus ponctuelles, comme l'ontogénèse de la fonction saline qui n'a pas été étudiée jusqu'ici ou l'analyse des changements morphologiques ou biochimiques qui interviennent lors d'une stimulation de l'excrétion électrolytique.

Ces constatations posent le problème de l'origine des « segments striés » et des cellules qui les composent. S'agit-il d'une catégorie cellulaire particulière ou bien de la transformation d'une cellule glandulaire classique ? Sous quelles influences interviennent de telles modifications ? Au stade actuel de nos connaissances, il semble que l'existence et le développement de la glande « à sels » des Sauriens terrestres soient liés à la fois à la position systématique, au régime alimentaire et aussi, bien qu'à un moindre degré, à la vie dans les zones arides (SAINT GIRONS et al., 1977).

Par ailleurs, alors que les Oiseaux marins sont incapables de modifier le rapport entre le sodium et le potassium éliminés, la glande « à sels » des Lézards présente la possibilité d'ajuster ce rapport aux besoins de l'animal. La sécrétion saline des Reptiles terrestres diffère ainsi par plusieurs aspects de celle des Oiseaux marins. Alors qu'on s'attache à rechercher des similitudes entre ces deux types de glandes, voire d'appliquer le modèle « Oiseaux » aux Lézards, il serait donc intéressant d'observer également les points de divergence, tant sur le plan morphologique que biochimique. Sur le plan physiologique, bien que les données soient plus nombreuses, il est encore difficile d'avoir une idée cohérente du fonctionnement et du contrôle de la glande nasale externe « à sels » des Sauriens. C'est pourquoi nous avons tenté également d'analyser le fonctionnement de cet organe particulier chez quelques espèces représentatives [1].

PLAN DE TRAVAIL

Notre première préoccupation répond à celle de l'*anatomie comparée descriptive*. Elle vise à analyser avec le plus de précision possible un nombre relativement important d'espèces. Cherchant à mettre en évidence des relations avec l'habitat aride et chaud, notamment au niveau de la glande « à sels », notre analyse morphologique concerne essentiellement les formes des déserts d'Afrique, d'Amérique ou d'Australie. Ces formes subissent de la part de leur environnement de plus fortes pressions (variations de température, d'hygrométrie, d'apport alimentaire) susceptibles de développer l'efficacité de la glande « à sels ». Elles appartiennent pour la plupart à la famille des Iguanidés et à celle des

1. Les résultats de cette analyse fonctionnelle ont été partiellement présentés dans diverses publications (LEMIRE et al., 1980 ; LEMIRE et VERNET, 1983).

Source MNHN, Paris

Agamidés. Leur étude nous permet d'aborder l'analyse de deux familles trés diversifiées. L'observation de quelques Gekkonidés, Lacertidés, Teiidés, Scincidés et Varanidés la complète. Bon nombre d'espèces font partie de la faune saharienne, celle-ci ayant été peu étudiée jusqu'à présent.

Par delà la simple description, la confrontation des espèces entre elles conduit à mieux saisir les variations, mais également à les classer. Cette classification permet de définir, parmi les formes actuelles, des tendances au niveau de chaque constituant des fosses nasales, tendances qui sont mises en relation avec la position systématique, l'habitat ou le mode de vie de l'animal. L'anatomie apporte ainsi des éléments pour la phylogénie, mais elle est également confrontée à l'écologie.

Notre seconde démarche caractérise celle de l'*anatomie fonctionnelle*. Elle vise à définir les conditions anatomiques de fonctions mettant en rapport l'organisme avec le milieu environnant. Cette étude concerne essentiellement la spécialisation de la glande nasale externe en rapport avec l'élimination électrolytique. L'analyse comparative expérimentale ou ontogénétique est menée sur le plan tissulaire et surtout sur le plan cellulaire, au niveau de l'élément responsable de l'élaboration saline, la cellule « à sels ». Elle tend à mettre en évidence des relations entre les variations morphologiques et le fonctionnement de la glande et elle conduit à rechercher l'origine des cellules « à sels ».

Ces observations mettent en outre l'accent sur des investigations ponctuelles qu'il serait intéressant d'entreprendre pour élucider le fonctionnement de la glande « à sels ». L'étude anatomique méne ainsi à la physiologie.

Source : MNHN, Paris

ANALYSE MORPHOLOGIQUE

MATÉRIEL

Notre travail visant à mettre l'accent sur la glande « à sels » des Reptiles terrestres, le matériel utilisé concerne essentiellement des Lézards déserticoles (tab. 1), la spécialisation de la glande nasale externe étant plus fréquente chez ces espèces. Dans les groupes concernés, nous avons choisi autant que possible des genres ou espèces différant de ceux qui ont été analysés par GABE et SAINT GIRONS (1976). Nous y avons ajouté quelques espèces de climat tempéré ou d'habitat humide afin d'observer les variations liées à un environnement moins contraignant. Dans les groupes connus pour une moindre spécialisation de leur glande nasale, tels que les Anguidés, les Caméléonidés ou les Pygopodidés, nous avons fait appel aux descriptions déjà établies.

Les espèces sahariennes (Gekkonidés, Agamidés, Lacertidés, Scincidés, Varanidés) ont été capturées au cours de missions financées par le Muséum national d'Histoire naturelle, le CNRS et l'ONRS algérien, Les animaux proviennent pour la plupart du Sahara nord-occidental ; ils ont été rapportés vivants au laboratoire ou sacrifiés sur place. Les Lézards des déserts nord-américains (Iguanidés, Teiidés) ont été récoltés dans le désert de Chihuahua (Mexique) par C. GRENOT (Chargé de Recherche au CNRS, E.N.S. Paris). Les Iguanidés de forêt tropicale humide (*Iguana, Plica*) et le Teiidé *Ameiva* proviennent de Guyane et ont été rapportés par J. P. GASC (Sous-Directeur au Muséum). Enfin, les Agamidés et les Scincidés des déserts australiens (*Amphibolurus, Tiliqua*) ont été mis à notre disposition par S. D. BRADSHAW (Professeur, University of Western Australia, Perth, Australie).

L'étude embryologique a été menée chez le Lézard vivipare, espèce pour laquelle il existe une table de développement et permettant d'obtenir aisément différents stades ontogénétiques. Les exemplaires proviennent de l'élevage de F. XAVIER (Maître de Recherche au CNRS, ENS Paris). L'étude des derniers stades embryonnaires marquant la spécialisation de la glande à sels a été complétée par l'analyse d'embryons et de nouveau-nés de Lézards verts ou ocellés, prélevés par B. LANGERWERF (Waspik, Hollande) sur son élevage.

MÉTHODES

L'étude anatomique est basée sur des observations macroscopiques, microscopiques et ultrastructurales, auxquelles s'adjoignent des données histochimiques et histo-enzymologiques.

1. Techniques macroscopiques :

L'ablation de la voûte osseuse dermique permet d'observer la configuration des fosses nasales et de prélever les glandes qui leur sont annexées.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1. — Espèces étudiées.

L'ensemble des techniques descriptives n'a été appliqué qu'aux espèces pour lesquelles nous disposions d'un nombre suffisant d'exemplaires et repérées par un *.

Régions : (S), à climat sec, désertiques ou au moins arides ; (I), à climat intermédiaire, par exemple région méditerranéenne ; (H), à climat humide, régions de forêts tempérées, subtropicales et tropicales.

Gekkonidae

Ptyodactylus hasselquisti oudrii (S)
* *Stenodactylus petriei* (S)
Tarentola mauritanica (S à I), *T. neglecta* (S)
Tropiocolotes tripolitanus (S)

Agamidae

* *Agama agama* (S à I), *A. bibroni* (S)
* *Agama (Trapelus) mutalibis* (S), *A. (T.) tournevillei* (S)
* *Amphibolurus ornatus* (S)
* *Uromastix acanthinurus* (S)

Iguanidae

Cophosaurus texanus (S)
* *Holbrookia maculata* (S)
* *Phrynosoma cornutum* (S), *P. modestum* (S)
* *Sceloporus poinsetti* (S), *S. undulatus* (S), *S. magister* (S)
Uma exsul (S)
Uta stansburiana (S)
* *Ctenosaura pectinata* (S)
* *Dipsosaurus dorsalis* (S)
* *Iguana iguana* (H)
* *Sauromalus obesus* (S)
Plica umbra (H)

Lacertidae

* *Acanthodactylus boskianus asper* (S), *A. inornatus inornatus* (S), *A. scutellatus audouini* (S), *A. pardalis* (S)
Eremias guttulata guttulata (S), *E. rubropunctata* (S), *E. pasteuri* (S)
* *Lacerta viridis* (I), *L. lepida* (I), *L. agilis* (I à H)
* *Lacerta (Podarcis) muralis* (I)
Lacerta (Zootoca) vivipara (H)

Teiidae

Cnemidophorus inornatus (S), *C. scalaris* (S), *C. tigris* (S)
Ameiva ameiva (H)

Scincidae

* *Scincus scincus laterimaculatus* (S)
* *Tiliqua rugosa* (S)

Varanidae

* *Varanus griseus* (S)

Source : MNHN, Paris

2. Techniques d'histologie topographique :

Les techniques d'histologie topographique permettent de préciser la configuration des fosses nasales, le développement de la glande nasale externe et de définir des régions histologiques distinctes.

Après anesthésie et perfusion de l'animal, la tête est fixée dans le Bouin aqueux, le Bouin Hollande ou le liquide de Halmi, puis déminéralisée par l'acide trichloracétique, à 5 ou 10 %, l'acide formique à 5 %-formiate de sodium ou le versène (éthylène-diamine-tétra-acétate de sodium) tamponné, en fonction de la fixation employée. Après inclusion dans la paraffine, les sections(5 à 8 μ) sont effectuées selon 3 plans orthogonaux (sagittal, transversal et horizontal) permettant une reconstitution spatiale. Par méthode graphique, il est possible d'obtenir des représentations en vue dorsale, ventrale ou latérale.

Les différentes séries de lames sont traitées par les techniques courantes d'histologie topographique (voir GABE, 1963 , MARTOJA et MARTOJA, 1967).

3. Techniques histochimiques (voir PEARSE, 1968) :

Les techniques histochimiques visent à caractériser les produits de sécrétion élaborés par les cellules de la glande nasale externe.

Des prélèvements de glande nasale, fixés au formol neutre salé à 10 % ou au Gendre à 0° C sont traités selon les méthodes signalétiques des protéines et des polysaccharides. La recherche des lipides est pratiquée sur coupes à congélation après coloration par le noir Soudan. Des fragments de glande, fixés par le liquide de HELLY avec post-chromisation, sont coupés et colorés par le bleu de toluidine à pH 4,2 ou par la fuchsine d'ALTMANN dans le but d'une étude nucléaire et mitochondriale.

4. Techniques histo-enzymologiques (voir PEARSE, 1968, 1972) :

L'analyse concerne surtout les enzymes oxydoréductrices ou énergétiques impliquées dans la spécialisation fonctionnelle de la glande « à sels », les hydrolases, transglycosidases ou amine-oxydases étant peu abondantes.

La détection des activités enzymatiques est effectuée sur matériel congelé (-20° C) et coupé à 10 μ à l'aide du cryostat, selon les méthodes classiques.

5. Techniques d'observation ultrastructurale :

L'observation au microscope électronique permet de préciser les caractères de spécialisation cellulaire et de vérifier certaines données histologiques, histochimiques ou histo-enzymologiques.

Les animaux sont anesthésiés au pentotal, puis perfusés, après un court rinçage au sérum physiologique (NaCl 0,9 %), par le fixateur fraîchement préparé de KARNOVSKY (à 4° C). Les meilleurs résultats ont été obtenus avec un mélange de glutaraldéhyde à 3,5 % et de formaldéhyde à 1,5 % dans un tampon phosphate 0,4 M, ajusté à pH 7,3 et d'osmolarité totale 1200 mOsm. Après perfusion de l'animal par gravimétrie, via l'aorte gauche, contrôlée par un manomètre et un débimètre, les glandes nasales sont prélevées, l'une sectionnée au cryostat et colorée par le bleu de toluidine pour la microscopie optique, l'autre traitée pour la microscopie électronique. Après 2 heures et demie de fixation, les pièces sont lavées dans le tampon phosphate 0,2 M glucosé, puis postfixées 1 heure par l'OsO^4 à 2 % (osmolarité totale 900 mOsm). Suivant un rinçage au tampon phosphate, elles sont déshydratées graduellement et incluses dans le styrène-métacrylate (Durcupan Fluka) ou dans l'épon (Epon 812, LADD). Les coupes, effectuées avec un ultramicrotome LKB, sont colorées sur grille par l'acétate d'uranyl et le citrate de plomb, puis examinées sur un microscope Phillips EM300 (Laboratoire de Biologie-Ecologie, C.R.S.S.A., Clamart) ou sur un microscope JEOL (Laboratoire d'Histologie-Embryologie, Faculté de Chirurgie dentaire, Montrouge). Les coupes semi-fines (1 μ environ) sont colorées au bleu de toluidine boraté (bleu de toluidine à 1 % et borate de sodium à 0,5 % dans l'éthanol à 35 %).

L'osmolarité relativement élevée du fixateur employé conserve assez bien la structure fine des

Source : MNHN, Paris

cellules impliquées dans l'élaboration ionique, mais, surtout, elle fournit une préservation moyenne chez la plupart des espèces étudiées, munies ou non d'une glande « à sels », permettant ainsi de comparer les images obtenues. Toutefois, les variations de l'osmolarité affectent l'aspect des cellules « à sels » : une osmolarité plus faible tend à abaisser le contraste entre les divers types cellulaires et à diminuer les espaces intercellulaires. Il convient donc d'être très prudent lorsque l'on compare les différents aspects obtenus par plusieurs auteurs. De ce fait, l'effet morphofonctionnel des surcharges salines n'a été envisagé que chez les représentants d'une même espèce, perfusés dans des conditions identiques de pression osmotique, de pression hydrostatique et de débit du fixateur.

Pour la localisation cytologique de l'ATPase Na-K, l'animal est perfusé avec une solution de paraformaldéhyde à 3 % dans un tampon cacodylate 0,1 M à pH 7,5 (ERNST et PHILPOTT, 1970). Après 30 mn de fixation, les fragments de glande nasale sont rincés trois fois par le tampon cacodylate, puis par un tampon tris-HCl (pH 7,5) glucosé et sectionnés à 50 μ à l'aide du cryostat. Les coupes sont incubées 30 mn à 23° C dans un milieu comprenant 100 mmol de tampon tris-HCl pH 8,6, 10 mmol p-nitrophénylphosphate di-Na, 10 mmol $MgCl^2$, avec ou sans 10 mmol KCl. Pour contrôle, le milieu est additionné de 10 mmol ouabaïne et/ou 20 mmol $SrCl^2$. Après incubation, les coupes sont traitées selon le protocole décrit par ERNST (1972) : lavage au tampon tris-HCl, coloration 5 mn au Pb $(NO^3)^2$ à 2 %, divers lavages, postfixation 30 mn à l'OsO^4 à 1 % dans le tampon cacodylate 0,1 M et traitement pour l'observation en microscopie électronique.

L'estimation des surfaces membranaires des cellules « à sels » est effectuée à partir des calculs proposés par KOMNICK et KNIPRATH (1970) et par VAN LENNEP et KOMNICK (1970) :

a) surface basale de l'épithélium = $D \times \pi \times l$

b) surface des membranes plasmiques latérales orientées radiairement (correspondant à celles qui sont observées sur les sections transversales du tubule) = $\frac{D - d}{2} \times l \times f \times 2n'$

c) surface des membranes plasmiques latérales orientées transversalement (visibles sur les coupes longitudinales du tubule) = $\frac{D^2}{2} - \frac{d^2}{2} \times f \times 2n''$

La surface membranaire d'absorption, représentée par les parois latérales et basales des cellules, est obtenue en additionnant les trois valeurs. Elle est comparée à la surface d'excrétion, correspondant aux parois apicales, qui équivaut à : $d \times \pi \times l$.

l. longueur de la portion tubulaire considérée
d. diamètre de la lumière du tubule
D. diamètre externe du tubule
n'. nombre de cellules comptées sur une section transversale du tubule
n''. nombre d'espaces intercellulaires observés sur une section longitudinale de longueur l du tubule
f. facteur de plicature (c'est-à-dire par lequel la surface est accrue à la suite des replissements successifs de la membrane).

L'étendue des replis, leur nombre, la densité cellulaire et le diamètre variant d'un tubule à l'autre, et ce, pour une même région, ces calculs fournissent essentiellement un ordre de grandeur du rapport surface d'absorption/surface d'excrétion.

Quant au rapport volume mitochondrial/volume cytoplasmique, il est déterminé sur une moyenne de 10 cellules, à l'aide d'une grille morphométrique appliquée sur les vues de microscopie électronique.

Source : MNHN, Paris

CARACTÈRES ANATOMIQUES GÉNÉRAUX

I. Disposition des fosses nasales et de leurs annexes.

Les cavités nasales des Sauriens présentent une organisation commune, paire, selon trois parties (pl. 1 A) :

— un vestibule, tube plus ou moins allongé qui mène à la narine ;
— une chambre principale, sac ovoïde souvent divisé par un cloisonnement interne, simple et incomplet, la conque ;
— un sillon nasopharyngé qui déprime le plafond buccal et souligne l'ouverture choanale.

Les narines s'ouvrent sur les faces latérales du museau, parfois sur sa face rostroventrale. Le vestibule ou *atrium* est recouvert d'un épithélium pluristratifié apparenté au revêtement épidermique et entouré par un manchon de tissu érectile fortement vascularisé. Sa longueur et sa disposition varient considérablement selon les espèces. Affectant généralement l'aspect d'un tube, il peut s'allonger sur la face dorsale de la chambre principale et même déborder l'extrémité caudale de cette dernière (pl. 1 A). Le canal excréteur de la glande nasale externe débouche à l'extrémité postérieure du vestibule (pl. 1 B).

La chambre principale ou *cavum nasi proprium* est le plus souvent subdivisée par un cornet ou *concha nasalis* qui délimite plusieurs chambres : dorsale et ventrale, médiale et latérale, selon la position de la conque. Devant l'extrême variabilité du lieu d'attachement (dorsal, latéral ou ventral) et du développement de la conque, il semble difficile de définir des termes anatomiques homologues d'une espèce à l'autre. Le revêtement de la chambre principale permet de distinguer deux régions : une zone dorsale ou dorsomédiale, sensorielle, tapissée d'un épithélium olfactif et une zone ventrale ou ventrolatérale, « respiratoire », recouverte d'un épithélium muqueux et cilié (pl. 1 C et D).

La chambre principale communique ventralement avec la cavité buccale par une fente longitudinale, la choane. Cette fente est soulignée par deux bourrelets : l'un médial, vomérien, et l'autre latéral, maxillaire, délimitant un sillon choanal (*fissura choanalis*) ou gouttière nasopharyngée qui se prolonge postérieurement au-delà du cavum et se poursuit par un sillon interorbitaire. Chez certains Lézards, l'expansion des bourrelets latéraux est telle qu'un pseudo-canal nasopharyngé peut se constituer mais, chez la plupart des espèces, les marges de la fissure restent béantes. Le canal lacrymal débouche soit directement sur les marges du sillon choanal, soit dans la *fissura choanalis lateralis*, repli plus ou moins profond de la face latérale de la fente choanale. Il entretient également des rapports avec le canal de Jacobson.

L'organe de Jacobson ou organe voméronasal affecte la forme d'un champignon. Il communique avec la cavité buccale par un court canal prolongeant une rainure hémisphérique ou canal spiral. Son orifice est séparé des choanes. Il comporte un épithélium sensoriel, dorsal ou médiodorsal, assez semblable à l'épithélium olfactif, et un épithélium cilié recouvrant essentiellement l'éminence fungiforme. Un épithélium muqueux non cilié tapisse une portion variable du canal de Jacobson.

La glande nasale externe s'étend généralement sur la face dorsolatérale du cavum (pl. 1 B). Elle est constituée de tubules assez longs, à trajet sinueux, plus ou moins ramifiés selon les espèces et débouchant dans des canaux collecteurs qui mènent à un unique conduit excréteur. De taille variable, elle est souvent en majeure partie intraconchale mais sa situation exacte varie en fonction de l'extension du vestibule ainsi que du développement et de la forme du cornet.

Enfin, une capsule cartilagineuse enveloppe incomplètement ces structures. La couverture apparaît plus complète que le plancher. Le cartilage pariétotectal constitue le toit et une partie de la paroi latérale de la capsule, terminée par le cartilage paranasal (pl. 1 C). Pariétotectal et paranasal peuvent participer à la formation d'une conque qui se projette dans la cavité capsulaire. A la partie antérieure,

Source : MNHN, Paris

une *fenestra narina*, correspondant à la narine externe, échancre la paroi latérale alors qu'une large ouverture, la *fenestra lateralis*, l'entaille souvent à mi-hauteur. Le toit capsulaire est généralement percé d'une *fenestra superior* et de *foramina* marquant la pénétration des nerfs, ethmoïdien latéral (*foramen epiphaniale*), olfactif et voméronasal (*fenestra olfactoria*), ou leur sortie (*foramen apicale* pour la branche ethmoïdienne médiale). Le *planum antorbitale* constitue la paroi postérieure de la capsule. Le plancher comporte : une *lamina transversalis anterior* naissant du septum nasal, pouvant joindre latéralement le pariétotectal et constituer ainsi une *zona annularis* qui entoure le conduit vestibulaire, et deux processus horizontaux, l'un médial, le paraseptal, qui longe le bord inférieur du septum, l'autre latéral, l'ectochoanal, qui supporte le canal lacrymal et le sillon choanal (pl. I B). La *lamina transversalis anterior* donne naissance au cartilage enveloppant incomplètement l'organe de Jacobson et à sa conque.

II. — Caractères histologiques généraux.

Les caractères histologiques des différentes parties des fosses nasales et de leurs annexes ont été décrits chez les Lépidosauriens par Gabe et Saint Girons (1976). Nous ne ferons donc que rappeler les caractéristiques générales des catégories cellulaires représentées dans le revêtement des fosses nasales ; seule l'abondance relative d'un composant distingue souvent deux espèces.

1. Epithélium vestibulaire :

Un épithélium pluristratifié squameux, de type malpighien, apparenté au tégument externe avec lequel il entre en continuité au niveau de la narine, tapisse le conduit vestibulaire. Son épaisseur est généralement uniforme mais varie d'une espèce à l'autre.

Le chorion montre l'arrangement particulier d'un tissu érectile, fait de piliers transversaux ménageant entre eux de vastes lacunes sanguines et renfermant des fibres musculaires lisses ancrées au niveau de la lame basale et sur le cartilage capsulaire. L'épaisseur de ce chorion varie selon les espèces.

2. Epithélium olfactif :

Comme chez tous les Vertébrés, l'épithélium olfactif est constitué essentiellement de trois catégories cellulaires : des cellules sensorielles, des cellules de soutien et des cellules basales (pl. I C). Les premières sont les plus abondantes et leurs noyaux occupent généralement la moitié ou les deux tiers basaux de l'épithélium. Leur chromatine est homogène, plus dense que celle des éléments de soutien. Le cytoplasme périnucléaire, quoique riche en mitochondries, neurotubules et saccules ne montre aucune plage équivalente aux corps de Nissl. Le fin prolongement apical, dendritique, mène à un renflement porteur de cils. Ces derniers, en nombre réduit (3 à 6), sont implantés sur le pourtour de la vésicule olfactive et armés par des microtubules. D'abord érigés, ils s'infléchissent pour cheminer parallèlement à la surface, englués dans un produit de sécrétion. Les prolongements basaux, axonaux, de diamètre variable se regroupent et franchissent la lame basale, menant au nerf olfactif.

Les noyaux des cellules de soutien, à chromatine plus claire, sont disposés en une ou deux rangées situées au tiers apical de l'épithélium (pl. I C). La partie supranucléaire est riche en organites et envahie par des vésicules d'un produit de sécrétion mucosécreux, fortement APS-positif. La membrane apicale, pourvue de longues villosités, montre diverses figures d'extrusion du matériel sécrétoire. La région infranucléaire est fortement déformée par les éléments sensoriels mais s'appuie sur la lame basale. Les cellules de soutien séparent toujours les cellules sensorielles.

Les nombreuses cellules basales, de petite taille, constituent une couche à peu près continue, traversée par les prolongements basaux des deux autres catégories cellulaires.

Enfin un dernier type cellulaire, rare, apparaît librement distribué entre les cellules principales. Il est caractérisé par une teinte sombre due à la richesse particulière de son cytoplasme en granules osmiophiles ainsi que par un aspect polydendritique, des expansions filiformes s'immisçant entre les cellules voisines.

Source : MNHN, Paris

Le chorion renferme quelques vaisseaux sanguins, des faisceaux de fibres nerveuses amyéliniques, des fibres de collagène et contient les glandes de Bowman, glandes tubuleuses simples (pl. I C) dont le nombre et la taille varient en fonction des espèces. L'épithélium glandulaire comprend quelques cellules basales et des cellules sécrétrices, à noyau sphérique proche du pôle basal. Leur cytoplasme basophile est riche en saccules ergastoplasmiques et ensembles golgiens. Elles élaborent des granules d'une sécrétion séromuqueuse plus ou moins fortement APS-positive selon l'espèce mais toujours très riche en protides. Elles apparaissent sous deux aspects : l'un, de type clair, caractérisé par l'accumulation de nombreux granules de dimension et densité variées, l'autre, de type sombre, par le développement important du système réticulaire endoplasmique, les saccules ergastoplasmiques étant dilatés et les grains de sécrétion moins nombreux.

3 — Epithélium respiratoire :

L'épithélium respiratoire des Sauriens n'est pas uniforme sur toute son étendue. Il renferme typiquement, outre de petites cellules basales, trois catégories cellulaires (pl. I D). Il est caractérisé par la présence de cellules ciliées dépourvues de produit de sécrétion figuré et dont le cytoplasme est pauvre en organites. Leur pôle apical est garni de corpuscules basaux donnant naissance à des cils allongés, nombreux et parallèles. Le noyau est situé au niveau de la moitié ou du tiers apical du corps cellulaire. La partie basale est fréquemment comprimée par les cellules muqueuses voisines.

Ces dernières cellules, de grande taille, renflées, possèdent un noyau basal de contour irrégulier et à chromatine dense, hétérogène. Toute la partie supranucléaire est envahie par des canalicules endoplasmiques emplis d'un matériel granulaire fin (pl. I D). Le produit de sécrétion, cyanophile, fortement APS-positif, dépourvu d'affinité pour les réactions protéiques, permet d'identifier ces cellules aux mucocytes classiques.

Cellules ciliées et mucocytes alternent souvent régulièrement dans la majeure partie de la chambre principale. Au niveau de la fissure choanale latérale ou de la communication vestibule-chambre principale, des cryptes ou des tubules glandulaires, simples ou ramifiés, dépriment fréquemment l'épithélium. Le fond de ces glandes est tapissé presque uniquement de mucocytes alors que leur col est revêtu de cellules ciliées (pl. I D). De même, au niveau d'un cul-de-sac de la chambre principale, les mucocytes sont plus abondants. Inversement, dans le sillon choanal ou sur les marges de la fente choanale, les cellules ciliées tendent à être plus nombreuses, accentuant la fonction motrice vibratile.

La troisième catégorie cellulaire est moins fréquente et plus irrégulièrement distribuée chez les Sauriens. Elle s'observe au voisinage de l'épithélium olfactif, pouvant constituer des glandes tubuleuses simples, mais, chez certaines espèces, elle se trouve répartie dans tout l'épithélium respiratoire. Il s'agit de cellules érythrophiles caractérisées par la présence de granules individualisés d'une sécrétion séromuqueuse (pl. I D). Leur noyau, rejeté au pôle basal, est entouré d'un réticulum endoplasmique rugueux développé. Le produit de sécrétion occupe la partie apicale de la cellule. Il renferme des protides et une faible quantité de mucine acide. Ces cellules rappellent les cellules de soutien de l'épithélium olfactif et la limite entre les deux épithéliums n'apparaît pas tranchée.

4. — Revêtement de l'organe de Jacobson :

L'organe de Jacobson comporte un épithélium sensoriel, trés épais dans la portion moyenne de l'organe, et un épithélium cilié. Le premier rappelle l'épithélium olfactif du cavum mais est dépourvu de glandes de Bowman et de cils sensoriels. Il renferme des cellules basales, des cellules de soutien et des cellules sensorielles. Les caractéristiques cytologiques ont été décrites par BANNISTER (1968) chez *Anguis fragilis*, ALTNER et MULLER (1968), ALTNER et al. (1970) chez *Lacerta sicula*. Les cellules de soutien, prismatiques, ne présentent que peu ou pas de produit de sécrétion décelable en microscopie photonique. De fins granules opaques aux électrons s'observent toutefois mais en quantité variable selon les espèces. Les cellules sensorielles, de loin les plus nombreuses, portent des villosités apicales, longues et fines. Le chorion sous-jacent est occupé en majeure partie par les branches du nerf voméro-

Source : MNHN, Paris

nasal et abondamment vascularisé. Fréquemment, des capillaires dépriment la base de l'épithélium, s'invaginant en papilles digitiformes.

L'épithélium cilié, peu élevé, comprend une couche superficielle de cellules prismatiques à plateau cilié et une couche basale, moins régulièrement disposée, de cellules de remplacement. Les premiers éléments, à noyau ovoïde ou allongé, clair, situé à mi-hauteur du corps cellulaire, élaborent en quantité variable selon les espèces un produit de sécrétion APS-positif et non alcyanophile.

Si la jonction des deux épithéliums précédents est simple dans la portion rostromédiale de l'organe, la bordure postérolatérale présente un troisième type d'épithélium caractérisant le canal spiral. S'il comporte toujours des cellules basales et des cellules ciliées, celui-ci, plus bas, possède aussi des éléments prismatiques non ciliés, à pôle apical empli d'un produit de sécrétion mucoséreux. Le développement de ce canal semble variable selon les espèces.

Le canal de Jacobson est généralement revêtu dans sa moitié supérieure par un épithélium de même type que celui du canal spiral et dans sa moitié inférieure par un épithélium pluristratifié de même nature que celui du plafond buccal avec lequel il entre en contact.

5 — Composition de la glande nasale externe :

La glande nasale externe des Sauriens ne possède pas de capsule conjonctive propre et ne montre pas, même lorsqu'elle est de grande taille, de lobulation secondaire (pl. IV D). Chaque tubule glandulaire est enveloppé d'une lame basale. Le développement du stroma dépend de celui des tubules glandulaires et est de ce fait considérablement différent selon les espèces. Le revêtement épithélial des tubes paraît extrêmement varié. Des cellules glandulaires classiques, séreuses, séromuqueuses ou mucoséreuses, en fonction de leur produit de sécrétion [1], occupent toujours l'extrémité distale des tubules. Elles peuvent s'étendre jusqu'à l'orifice excréteur et garnir alors toute la glande ; cubiques à l'extrémité borgne, elles deviennent prismatiques dans l'arbre collecteur. Elles appartiennent à une ou deux catégories cellulaires. Mais, chez de nombreux Sauriens, des cellules spécialisées, dépourvues de produit de sécrétion figuré, riches en systèmes membranaires conférant au tubule un aspect strié en microscopie photonique (d'où la dénomination de « segments striés » par GABE et SAINT-GIRONS, 1971, 1976), occupent la partie orale des tubules. Elles garnissent alors tout ou partie de l'arbre collecteur. Elles peuvent s'étendre à la majeure partie de la glande chez certaines espèces. Divers travaux impliquant ces cellules dans l'excrétion extrarénale des électrolytes, elles sont regroupées sous le vocable de cellules «à sels » bien que pour certaines d'entre elles la fonction saline soit réduite, voire douteuse. Elles correspondent aux « principal cells » des auteurs anglo-saxons. Leur observation en microscopie électronique a révélé l'uniformité de leurs caractères cytologiques chez certaines espèces (SAINT-GIRONS et al., 1981). Le plus remarquable est l'extrême développement de la surface membranaire d'absorption, comparativement à la modeste surface d'excrétion apicale, extension réalisée à l'aide de plicatures membranaires, plus ou moins profondes selon les espèces et hérissant les parois latérales des cellules. A côté de ces cellules glandulaires classiques ou à fonction « saline », existent toujours des cellules basales dont le nombre varie selon les régions ou la spécialisation tubulaires.

La vascularisation de la glande nasale, émanant de l'artère supraorbitaire, est importante. Elle l'est particulièrement autour des segments « striés » enserrés, chez de nombreuses espèces, par un réseau dense de capillaires dont l'orientation générale suit celle du tubule. La glande est innervée par la branche ethmoïdienne latérale (rameau ophtalmique du trijumeau) dont les ramifications postganglionnaires constituent un réseau autour des tubules.

1. Voir GABE et SAINT GIRONS (1976) pour la définition des types cellulaires. Cette nomenclature classique, bien que reprenant une terminologie ancienne, est la seule permettant une discrimination satisfaisante des espèces et a donc été reprise ici.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE DESCRIPTIVE DE REPRÉSENTANTS DES FAMILLES SUIVANTES

AGAMIDAE

Agama (Trapelus) mutabilis (Merrem, 1820).

Chez *Agama mutabilis*, les narines s'ouvrent un peu en avant du niveau de l'organe de Jacobson. Le conduit vestibulaire, allongé, affecte en vue dorsale la forme d'un L renversé (fig. 1a). En effet, après s'être dirigé médialement, le vestibule se coude et suit un trajet ascendant en direction caudale. Il surplombe alors médialement la chambre principale et se courbe à nouveau vers le bas pour déboucher à l'extrémité postérieure de celle-ci (fig. 1b). Le cavum, réduit, aplati dorsoventralement dans sa partie antérieure, ovoïde dans sa partie postérieure, est ouvert ventralement, dans son tiers rostral, sur une chambre plus basse, choanale. Dans sa partie postérieure, une expansion médiale, palatine, l'en sépare (fig. 1d). Le sillon choanal est largement ouvert sur le plafond buccal. Plus étroit à son extrémité rostrale, il reçoit dorsalement le canal de Jacobson et médialement l'extrémité antérieure du canal lacrymal (fig. 1c). Ce dernier s'abouche aussi dorsalement à la fissure choanale latérale par une rainure latérale étroite (orifice lacrymal postérieur). L'organe de Jacobson apparaît infléchi médialement. Aucun cornet ne fait protrusion dans la lumière du cavum et la glande nasale occupe une position totalement externe. Accolée au conduit vestibulaire, elle se loge dorsalement dans une dépression de la capsule cartilagineuse et est recouverte directement par les os dermiques (fig. 1d et pl. 1 F). Elle constitue une bandelette étroite à drainage longitudinal. Le canal excréteur s'échappe du bord ventromédial de la glande. Son débouché, unique, s'effectue sur la face dorsale du vestibule, après sa courbure caudale, dans la portion terminale basse, immédiatement avant la jonction avec le cavum (fig. 1b et d).

Le revêtement du conduit vestibulaire est peu épais (10 μ environ). Le *stratum corneum*, mince, tend à s'éliminer dès sa formation. L'épaisseur du tissu érectile qui l'entoure est en moyenne de 100 à 150 μ. Au niveau de la narine, les fibres musculaires se regroupent en chefs individualisés, insérés sur la capsule nasale. L'épithélium olfactif qui tapisse la partie dorsomédiale du cavum est peu étendu du fait de l'absence de conque (fig. 1d). Modérément développé, il ne dépasse pas 80-90 μ de haut. Les glandes de Bowman, de dimensions irrégulières, sont peu nombreuses. Les cellules de soutien élaborent, sous forme de granules fins, un produit renfermant peu de mucines acides. Elles représentent 36 à 38 % des éléments et les cellules olfactives 52 à 54 %. Si les cellules érythrophiles de l'épithélium respiratoire sont peu fréquentes, les mucocytes sont relativement abondants dans la chambre choanale et dans le cul-de-sac antérieur du cavum. Dans l'organe de Jacobson, le pourcentage de cellules sensorielles est faible (50 à 60 %) et le rapport cellules sensorielles/cellules de soutien inférieur à 2. Les cellules ciliées ne contiennent que peu ou pas de produit de sécrétion.

La partie épithéliale de la glande nasale est peu développée par rapport au tissu conjonctif, en raison de la lumière large des tubules (pl. 1 F). En nombre restreint (une vingtaine), peu ramifiés et de longueur variable, ceux-ci suivent un trajet peu sinueux, dans l'ensemble longitudinal. Leur diamètre croît en direction du pôle excréteur (30 à 100 μ). Cependant, cette augmentation est due à l'accroissement de la lumière du tubule, la hauteur de l'épithélium variant faiblement (18 à 25 μ). Le revêtement épithélial, uniforme tout au long du tubule, mêle des cellules glandulaires classiques et des cellules « à sels » (pl. 1 E). Les cellules mucoïdes, en forme de calice allongé, possèdent un noyau basal ovoïde, à contour irrégulier et à chromatine dense. Elles élaborent un produit de sécrétion APS-positif dépourvu de mucines acides et riche en protides et sont donc de nature séromuqueuse. En microscopie électronique, leur moitié apicale renferme de grosses vésicules, individualisées, à contenu granulaire clair et fin, auxquelles se mêlent des granules denses, plus petits (pl. 1 E). Les cellules « à sels » sont des deux types, « clair » et « sombre », mais cette distinction est peu sensible en microscopie photonique. Leur forme est variable. Elles paraissent comprimées par les autres catégories cellulaires ou au contraire ren-

Source : MNHN, Paris

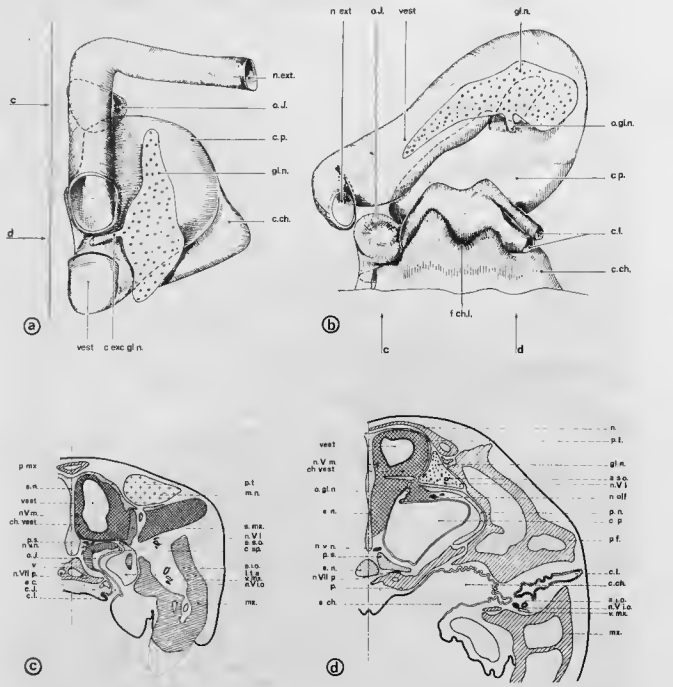


FIGURE 1. — *Agama mutabilis*. Reconstitution des fosses nasales : (a) vue dorsale, (b) vue latérale. Les flèches indiquent les niveaux des coupes transversales (c, d) présentées. Pour les abréviations, voir la liste générale à la fin du texte.

Source : MNHN, Paris

flées, à base élargie. Les cellules « claires » présentent un noyau ovoïde ou allongé, à chromatine finement granuleuse et homogène. Les mitochondries, de petite taille, à matrice dense, sont éparses dans le cytoplasme. Les cellules de type « sombre » sont plus fréquentes et alternent souvent régulièrement avec les cellules mucoïdes (pl. I E). Elles possèdent un noyau ovoïde, à chromatine dense et hétérogène. Leur équipement mitochondrial varie mais est plus abondant que dans le type cellulaire précédent. Les mitochondries y sont aussi plus grosses, renflées, à matrice plus claire, et généralement localisées aux deux tiers inférieurs de la cellule qu'elles peuvent emplir totalement. Ces cellules se caractérisent par la possession d'une frange villositaire apicale, fournie mais peu élevée, hérissée dans la lumière du tubule. Les espaces intercellulaires, peu marqués, ne permettent pas de déceler en microscopie photonique une striation du tubule. Toutefois, l'observation ultrastructurale montre que les parois latérales des cellules portent des replis membranaires, mais ceux-ci sont peu nombreux et orientés tangentiellement. Un système de jonction incluant une *zonula occludens* les obture apicalement. Les prolongements cytoplasmiques basaux des cellules « à sels », courts et massifs, s'immiscent sous les cellules voisines mais celles-ci conservent une assise large contre la lame basale. Les cellules basales sont rares et dispersées.

Agama (Trapelus) tournevillei (Lataste, 1880).

La disposition et les caractéristiques des fosses nasales d'*Agama tournevillei* sont semblables à celles précédemment décrites (fig. 2a). Il faut noter toutefois le trajet ascendant plus prononcé de la branche médiale du L vestibulaire, dû à l'aspect plus ramassé des structures dans le sens antéropostérieur. La chambre principale paraît encore plus réduite que chez *Agama mutabilis*.

La glande nasale, faiblement développée (fig. 2b), regroupe tout au plus une douzaine de tubules à lumière large et à épithélium bas, comme chez *Agama mutabilis*. On y rencontre les mêmes types cellulaires. Le canal excréteur à revêtement épidermoïde s'échappe de l'extrémité postérieure de la glande.

Agama bibroni (Duméril, 1851).

L'organisation des fosses nasales d'*Agama bibroni* est en tout point semblable à celle d'*Agama mutabilis* (fig. 2c). Il faut noter cependant une moindre extension du conduit vestibulaire dans sa portion caudale et un développement accru de la chambre choanale, le sillon choanal gardant la même largeur. Les variations les plus marquantes concernent la glande nasale externe, notamment son revêtement épithélial.

Bien qu'occupant la même situation extracapsulaire et présentant une disposition similaire, la glande nasale d'*Agama bibroni* semble plus massive sur les coupes transversales (fig. 2d). Elle regroupe un plus grand nombre de tubules glandulaires accolés les uns aux autres. Le volume du tissu conjonctif interstitiel est ainsi considérablement réduit. Les tubules conservent une lumière importante, mais l'épithélium est plus haut (30 à 40 μ) et les éléments cellulaires, beaucoup plus tassés, présentent une allure prismatique. L'épaisseur du revêtement et l'arrangement des cellules variant peu le long du tubule, l'aspect des tubules est uniforme, comme chez *Agama mutabilis*. Cellules glandulaires et cellules « à sels » alternent fréquement (pl. II A). Les premières élaborent un produit séromuqueux plus abondant que chez *Agama mutabilis*, sous forme de grosses vésicules à contenu clair qui envahissent la moitié apicale. Les cellules « à sels » présentent un cytoplasme dense, parsemé de ribosomes libres ou en rosette et appartiennent au type « sombre ». La plupart d'entre elles sont en quasi-totalité envahies par des mitochondries et portent de longues villosités apicales. Les cellules « à sels » de type « clair » sont rares. Les prolongements cytoplasmiques basaux sont plus abondants mais peu ramifiés. Les cellules basales sont plus fréquentes. La région basale du revêtement paraît ainsi plus complexe, mais les replis membranaires latéraux sont peu nombreux et parallèles à la paroi, comme chez *Agama mutabilis*.

Le court canal excréteur débouche, comme chez *Agama mutabilis*, dans le plafond vestibulaire (fig. 2d), mais il est situé ici au centre de la courbure caudale, le rayon de cette dernière étant plus réduit chez *Agama bibroni*.

Source : MNHN, Paris

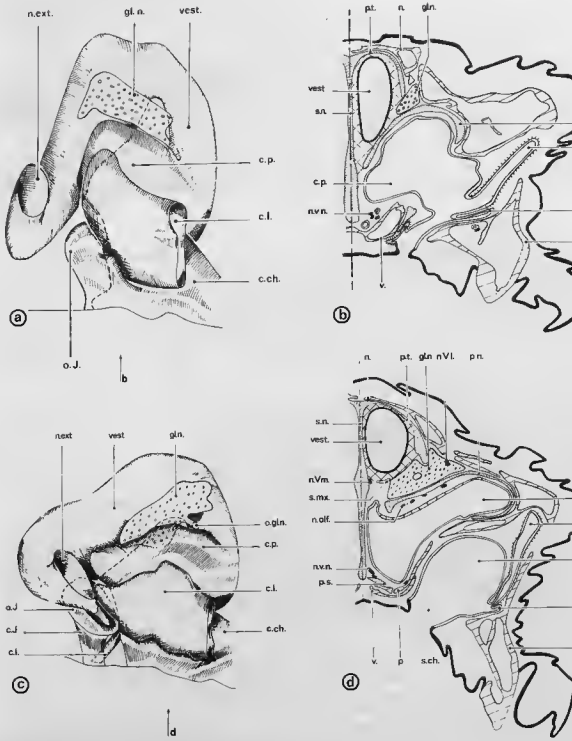


FIGURE 2. — *Agama tournevillei*. Reconstitution des fosses nasales en vue latérale (a) et coupe transversale (b) intéressant les structures nasales. *Agama bibroni*. Reconstitution des fosses nasales (c) et coupe transversale (d).

Source : MNHN, Paris

Agama agama (Linné, 1758).

Les fosses nasales d'*Agama agama* ressemblent de près à celle d'*A. mutabilis*. Toutefois, la glande nasale externe est plus développée, comme chez *A. bibroni*. Le diamètre du tubule croît progressivement en direction du canal excréteur, mais sa lumière s'élargit, si bien que le revêtement épithélial reste uniforme tout au long du tubule. Cellules glandulaires classiques séromuqueuses et cellules « à sels » alternent (pl. II B). Ces dernières sont de deux types, « clair » et « sombre ». Elles possèdent un équipement mitochondrial variable. Les cellules « sombres » sont le plus souvent bourrées de mitochondries et portent des villosités allongées, formant un coussinet apical. Les cellules basales, peu nombreuses à l'extrémité borgne du tubule mais plus fréquentes ensuite, donnent au revêtement un aspect bistratifié. Elles paraissent riches en mitochondries. Le tissu conjonctif est important et lâche comme chez *Agama mutabilis* et la vascularisation abondante.

Amphibolurus ornatus (Gray, 1953)

Entre les genres *Amphibolurus* et *Agama*, les différences anatomiques sont plus sensibles. Elles portent sur la disposition du vestibule et sur la présence d'une conque véritable.

Les narines s'ouvrent au niveau de l'organe de Jacobson. Le vestibule, cylindrique, décrit une première courbe en direction ventromédiale, qui l'amène en avant des narines (fig. 3d). Puis, après un trajet légèrement ascendant en direction médiale, il décrit une seconde courbe pour aller s'unir à la partie rostromédiale du cavum (fig. 3a), la jonction commençant sur la face dorsomédiale du vestibule. Une saillie longitudinale marque le cavum. Celui-ci affecte ainsi, sur coupes transversales, la forme d'un S et possède une lumière étroite. Les choanes s'ouvrent sous les trois quarts antérieurs du cavum et la gouttière qui prolonge chacune d'elles s'efface rapidement. Le sillon choanal est profond mais étroit, la chambre choanale semble donc moins spacieuse que chez *Agama mutabilis*. Le canal lacrymal l'aborde latéralement, au-dessus de la fissure choanale latérale, son orifice postérieur y inscrivant une longue rainure. L'organe de Jacobson, d'assez petite taille, présente la même orientation médiale que chez *Agama mutabilis* (fig. 3b). La glande nasale externe, moyennement développée, s'étend latéralement au vestibule puis, s'insinuant entre le pariétotectal et le paranasal, s'enfonce dans la conque (fig. 3c). Un conduit excréteur, très court, s'échappe de sa face médiale, en son milieu, et débouche sur la face latérale du vestibule, au niveau de sa jonction avec le cavum.

Le vestibule est revêtu d'un épithélium épidermoïde guère plus épais que chez les Agames. L'épithélium olfactif tapisse la moitié dorsale du cavum et domine sur la paroi postérieure. Il s'étend aussi sur le versant médial du cornet. Modérément développé, il ne dépasse pas 85 μ comme chez *Agama mutabilis*. Les glandes de Bowman sont peu nombreuses. Dans l'organe de Jacobson, le pourcentage de cellules sensorielles est relativement faible (50 % environ).

Les tubes de la glande nasale, en nombre restreint (une trentaine au niveau du plus grand diamètre), à lumière large, sont revêtus d'un épithélium haut de 25 à 35 μ comportant des cellules prismatiques régulièrement disposées (pl. II C). Leur noyau ovoïde est situé au tiers basal de la cellule. Leur moitié apicale est envahie par des granules fins d'un produit de sécrétion érythrophile, APS-positif, dépourvu de mucines acides mais riche en protides. En microscopie photonique, aucune striation du tubule n'est visible et la base des cellules paraît très simple. Quelques cellules basales se disposent de place en place. Les cellules du court conduit excréteur, bien qu'un peu plus hautes, sont de même nature que les précédentes. Le tissu conjonctif est important et lâche.

Uromastix acanthinurus (Bell, 1825)

Chez *Uromastix acanthinurus*, les narines occupent une position plus latérale et débouchent dans un vestibule plus spacieux que chez les Agames. Le conduit vestibulaire suit un trajet ascendant peu prononcé. Très contourné, il affecte en vue dorsale la forme d'un S (fig. 4a). Il s'abouche à la paroi dorsolatérale de la chambre principale, à l'aplomb antérieur de l'ouverture des choanes (fig. 4d). Un

Source : MNHN, Paris

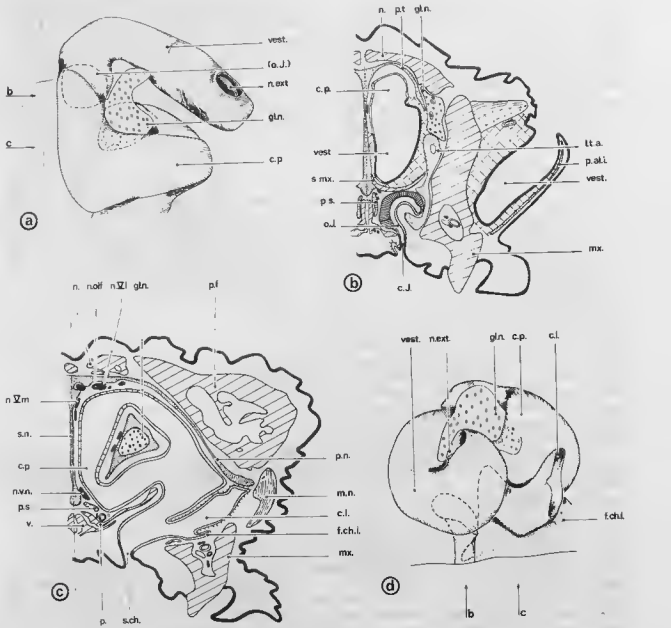


FIGURE 3. — *Amphibolurus ornatus*. Reconstitution des fosses nasales en vue dorsale (a) et en vue latérale (d) ; coupes transversales des structures nasales (b, c).

Source : MNHN, Paris

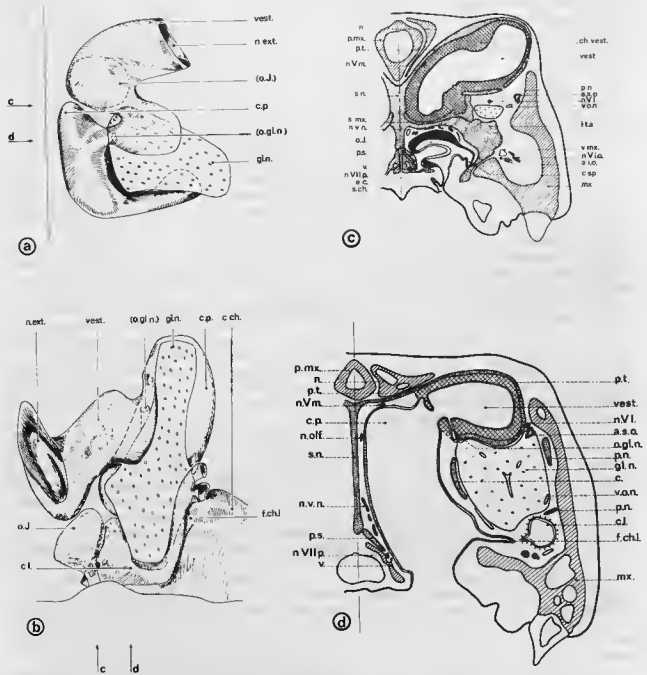


FIGURE 4. — *Uromastix acanthinurus*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue dorsale, (b) vue latérale et coupes transversales (c, d).

Source : MNHN, Paris

rétrécissement accompagné d'un développement particulier du tissu érectile souligne la communication des deux chambres. Le cavum est court mais particulièrement haut (fig. 4b). Sa lumière, fortement comprimée par un volumineux cornet issu de la paroi latérale, se réduit sur les coupes transversales à une étroite fente. Rostralement, il constitue un cul-de-sac qui s'avance sur la face ventromédiale du vestibule. Les choanes sont ouvertes sous la quasi-totalité du cavum. Il n'existe pas de chambre choanale comme chez les Agames mais seulement une rainure étroite qui entaille le plafond buccal (fig. 4d). A son extrémité rostrale, le sillon choanal reçoit le canal de Jacobson et le canal lacrymal (fig. 4c). La communication avec ce dernier, réduite, marque le début de la fissure qui le borde latéralement (fissure choanale latérale). Vers l'arrière, le sillon est prolongé par une gouttière qui confluе avec le sillon interorbitaire. La glande nasale est particulièrement développée chez *Uromastix acanthinurus*. D'abord comprise entre la marge ventrale du vestibule, la paroi latérale du cavum et les os dermiques, elle s'étend ensuite sur toute la hauteur des structures nasales, occupant la totalité du cornet (fig. 4d) et comprimant la chambre principale. Son extrémité caudale se dégage dorsalement de la capsule cartilagineuse pour se loger directement sous la voûte osseuse préfrontale. Un court canal excréteur s'échappe du bord supérieur de la glande, dans sa région moyenne, et débouche par un orifice situé à l'extrémité postérieure, dans le plancher du vestibule, peu avant sa jonction avec le cavum (fig. 4d). L'organe de Jacobson paraît plus développé que chez les Agames. Sa forme générale rappelle celle d'un champignon, sa cavité renfermant un cornet issu de la paroi antérolatérale.

L'épithélium vestibulaire est mince, comme chez *Agama mutabilis*. L'épaisseur moyenne du tissu érectile est également semblable ; cependant, elle augmente au niveau des courbes décrites par le conduit vestibulaire. L'épithélium respiratoire se restreint à la rainure choanale et à la fissure choanale latérale. Il tapisse aussi le cul-de-sac antérieur précédant l'ouverture vestibulaire ; à ce niveau, les mucocytes sont particulièrement abondants. Les cellules érythrophiles sont plus fréquentes au voisinage de l'épithélium olfactif où elles peuvent constituer de véritables glandes. L'épithélium sensoriel s'étend sur la partie haute du cavum et sur le planum antorbitaire. Les glandes de Bowman sont plus nombreuses que chez les Agames.

L'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson est beaucoup plus épais chez *Uromastix acanthinurus* que chez *Agama mutabilis*. Les noyaux des cellules de soutien s'ordonnent selon une couche régulière. Le pourcentage de cellules sensorielles est plus élevé (70 % environ) et le rapport cellules sensorielles/cellules de soutien accru (de l'ordre de 4).

Les tubules de la glande nasale, à trajet long et sinueux, irrégulièrement ramifiés, se réunissent en un arbre collecteur branchu terminé par un court canal excréteur. Le diamètre du tube, réduit à son extrémité borgne (30 à 40 μ), augmente (60 à 70 μ dans sa région moyenne) vers sa portion orale (80 à 150 μ). Cet élargissement est dû à l'accroissement en hauteur du revêtement épithélial, la lumière restant minime. Aucune lobulation secondaire n'est décelable et les extrémités borgnes des tubules se situent à n'importe quel niveau. L'organisation de la glande se voit surtout sur les coupes longitudinales où l'on peut observer les ramifications en éventail de l'arbre collecteur. Dans la majeure partie de la glande, les espaces conjonctifs ne laissent place qu'aux capillaires entourant les tubules. Seul, le hile excréteur montre un tissu interstitiel plus développé.

Le revêtement du tubule n'est pas uniforme. Trois segments s'y distinguent : une portion distale, borgne, très courte ; une portion moyenne, la plus longue ; et une portion proximale correspondant sensiblement à l'arbre collecteur de la glande. Les deux derniers segments sont caractérisés, en microscopie photonique, par une striation transversale accusée, témoignant de la présence de fentes intercellulaires (pl. III B et D). Hormis les éléments de remplacement, ces segments renferment uniquement des cellules « à sels », les cellules mucoïdes étant cantonnées à la seule extrémité borgne du tubule.

L'observation du segment moyen permet de déceler, même en microscopie photonique, deux types de cellules « à sels » : « clair » et « sombre », donnant au revêtement un aspect hétérogène caractéristique (pl. III A et B). Les cellules « claires », fréquemment renflées, possèdent un cytoplasme hyalin, faiblement granulaire, pauvre en reticulum endoplasmique et formations golgiennes. Elles renferment, en nombre variable, des mitochondries ovoïdes ou allongées, à matrice dense et pourvues de nombreuses crêtes lamellaires. Leur noyau sphérique ou ovoïde possède une chromatine claire et homogène. Leur forme pyramidale, à base large, donne aux sections transversales du tubule une image carac-

Source : MNHN, Paris

téristique « en parts de tarte » (pl. III A). Les cellules « sombres », plus polymorphes, diffèrent des précédentes par leur aspect le plus souvent étriqué et par leur cytoplasme dense, granulaire. Elles possèdent, à mi-hauteur du corps cellulaire, un noyau allongé, à chromatine sombre et hétérogène. Leur équipement mitochondrial est variable : certaines ne présentent guère plus de mitochondries que les cellules « claires », mais, leur volume étant réduit, les mitochondries y paraissent plus densément disposées ; d'autres au contraire sont littéralement « bourrées » de mitochondries. Ces cellules « à sels » développent des prolongements cytoplasmiques basaux, d'allure dendritique, s'immisçant entre et sous les cellules, venant au contact de la lame basale (pl. II E). Ces « pseudopodes » paraissent plus nombreux et plus étirés dans le type « sombre ». En outre, les parois latérales du corps cellulaire et de ses expansions sont hérissées de replis membranaires transversaux digitiformes, généralement simples, venant s'imbriquer avec les replis correspondants des cellules voisines (pl. II D). Ainsi, se constitue un système de canalicules intercellulaires obturés apicalement par des *zonulae occludentes* alors que des desmosomes lient les membranes latérales. Le pôle apical des cellules, bordé par quelques microvillosités, est pauvre en organites ; seules s'y remarquent des formations vésiculaires. Entre ces deux types cellulaires extrêmes existe une grande variété de formes intermédiaires, tant par la densité du cytoplasme que par l'importance de l'équipement mitochondrial. Les cellules basales, peu nombreuses à ce niveau, possèdent un cytoplasme clair, pauvre en organites.

Le segment distal est caractérisé par la présence de cellules glandulaires classiques, généralement prismatiques, à noyau basal, ovoïde ou arrondi, à chromatine dense et hétérogène (pl. III C). Le produit de sécrétion, sous forme de grains sphériques, de densité variable, envahit les deux tiers apicaux de la cellule. Fortement APS-positif, ce produit contient une quantité variable, généralement faible, de mucines acides. Il possède une teneur appréciable en protides, histochimiquement décelable. Le pôle apical montre des figures de rejet du matériel mucosécreux. La zone infra- et péri-nucléaire est occupée par d'abondants canalicules ergastoplasmiques rugueux enserrant les mitochondries et les ensembles golgiens.

Le segment distal renferme en outre des cellules « à sels » différant de celles du segment moyen par la possession d'une bordure apicale de longues villosités qui emplissent la lumière du tubule (pl. III C). Ces cellules appartiennent aussi bien au type « clair » qu'au type « sombre ». Généralement de forme trapézoïdale, elles contiennent les mêmes éléments intracytoplasmiques que les cellules correspondantes du segment moyen. Toutefois, leurs replis membranaires latéraux paraissent moins nombreux et le plus souvent orientés tangentiellement à la paroi. De même, leurs prolongements cytoplasmiques basaux sont moins fréquents.

L'épithélium proximal, nettement plus haut, comporte des cellules «à sels », prismatiques, allongées et étroites, donnant au tubule un aspect finement strié (pl. III D). D'apparence plus uniforme, ces cellules appartiennent au type « sombre ». Leur noyau allongé, à chromatine dense et hétérogène, se tient dans le tiers moyen ou basal de la cellule. Les mitochondries, ovoïdes ou en bâtonnets, occupent largement le cytoplasme. Les interdigitations latérales sont développées de même que les prolongements cellulaires basaux, longs et enchevêtrés. Les espaces intercellulaires constituent un système particulièrement complexe à l'aspect de puzzle. Ils sont obturés apicalement par un système de jonction incluant des *zonulae occludentes*. Le pôle apical de la cellule, pauvre en mitochondries, comporte des formations vésiculaires ou canaliculaires. Enfin, des corps multivésiculaires et des granules denses de lipofuscine s'observent fréquemment. Les cellules basales sont plus nombreuses que dans le segment tubulaire moyen.

IGUANIDAE

Sceloporus poinsetti (Baird et Girard, 1854), *Sceloporus undulatus* (Girard et Girard, 1854), *Sceloporus magister* (Hallowell, 1854).

Le vestibule, cylindrique, à lumière large, entouré d'un épais manchon de tissu érectile, s'étend jusqu'à la partie postérieure du cavum. En vue dorsale, il décrit un L renversé (fig. 5a). Les narines,

Source : MNHN, Paris

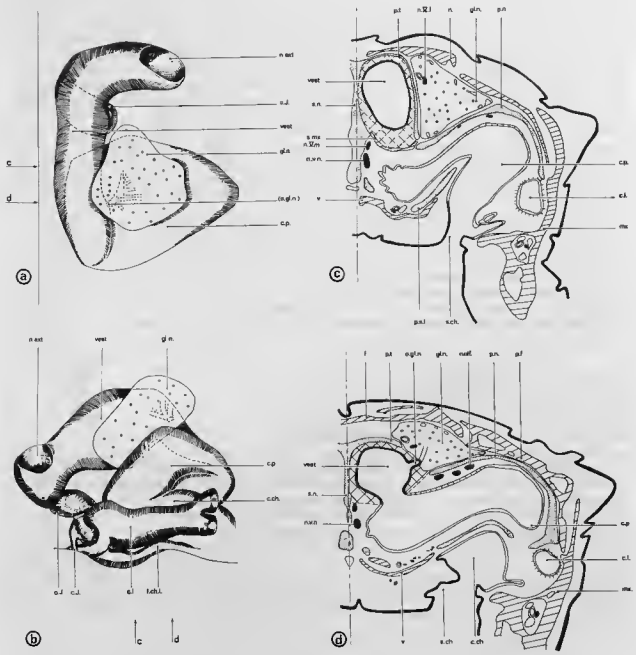


FIGURE 5. — *Sceloporus poinsetti*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue dorsale, (b) vue latérale et coupes transversales (c, d).

Source : MNHN, Paris

largement ouvertes, ne présentent pas de chefs musculaires individualisés sur leur pourtour, comme chez *Agama mutabilis*. Le vestibule débouche à la partie dorsomédiale du cavum (fig. 5b et d). Ce dernier est aplati dorsoventralement et dépourvu de conque. Les choanes s'ouvrent sous les deux tiers antérieurs du cavum. Le sillon choanal, peu profond et étroit, est souligné latéralement par la fissure choanale. Dans sa région caudale, la partie basse de la chambre principale se dilate, constituant une chambre choanale (fig. 5d) qui se prolonge postérieurement par deux gouttières nasopharyngées s'évasant sur le plafond buccal, peu après la fin du cavum. Le canal lacrymal débouche à la partie rostrale du sillon choanal. La communication est réduite ; les orifices lacrymaux, antérieur et postérieur, précédent et suivent, respectivement, l'orifice de l'organe de Jacobson. La glande nasale externe, d'assez grande taille, est située latéralement au vestibule et dorsalement par rapport au cavum (fig. 5c et d). Elle se loge dans une dépression de la capsule cartilagineuse, triangle ménagé entre le pariétotectal et le paranasal sur les coupes transversales. Le conduit excréteur, très court, quitte la glande au niveau de son quart caudal et débouche sur la face latérale du vestibule, à l'aplomb antérieur de sa jonction avec le cavum (fig. 5d).

L'épithélium épidermoïde du vestibule est particulièrement mince (4 à 6 μ), mais le chorion érectile qui l'entoure important (80 à 100 μ). L'épithélium olfactif, épais (80 à 90 μ), tapisse le fond du cavum et s'avance rostralement sur le plafond et sur le plancher. L'extension dorsale atteint le tiers rostral du cavum. Les glandes de Bowman sont peu nombreuses et localisées dans le revêtement dorsal, à proximité du débouché vestibulaire. L'épithélium respiratoire est caractérisé par l'abondance des cellules érythrophiles, notamment dans la bande, médiale ou latérale, joignant les deux plages olfactives. A l'inverse, les mucocytes y sont rares, excepté au niveau du sillon choanal et dans la fissure latérale. L'organe de Jacobson est bien développé et l'épithélium sensoriel épais (140 μ) ; une éminence fungiforme émane de la paroi ventrolatérale.

La glande nasale est en grande partie constituée de canaux « striés », à lumière étroite, dont le diamètre varie entre 40 et 90 μ (pl. III E). Ils représentent une faible portion du trajet tubulaire et sont revêtus par des cellules « à sels » d'aspect uniforme, à cytoplasme finement granuleux, plutôt dense. Leur noyau, ovoïde ou sphérique, possède une chromatine claire et est situé à mi-hauteur de la cellule. La région infranucléaire revêt un aspect strié en microscopie photonique, dû à la présence de nombreuses expansions cytoplasmiques fines, hérissées de replis membranaires, incisant la base de la cellule (pl. III F). Ces digitations apparaissent comme des boyaux remplis de mitochondries qui viennent s'appuyer sur la lame basale. Les cellules basales y sont peu fréquentes. De nombreux capillaires enserrent ces segments « striés » (pl. III F) qui représentent les deux tiers du volume total des tubules. La moitié profonde des tubules dont le diamètre est réduit (20 à 30 μ) est garnie essentiellement de petites cellules à noyau ovoïde basal, riche en chromatine, appartenant au type mucoséreux dans la classification adoptée mais présentant une morphologie proche des cellules séromuqueuses ou séreuses (pl. III E). Leur cytoplasme apical est parsemé de fins granules alcyanophiles et faiblement APS-positifs. Il présente fréquemment, sur les coupes déminéralisées, un aspect réticulé ou vacuolaire résultant de l'extrusion d'un produit de sécrétion mucoïde. La teneur en protides, quoique variable, demeure notable. La zone infranucléaire, très basophile, est envahie par de nombreux saccules ergastoplasmiques. De grosses cellules pyramidales à noyau sphérique et à cytoplasme finement granuleux, peu dense, s'observent aussi de place en place. Elles portent, comme les éléments correspondants d'*Uromastix acanthinurus*, une frange apicale villositaire et sont dépourvues de produit de sécrétion figuré. La transition entre les deux types de revêtement tubulaire est rapide : les digitations membranaires s'observent dès le début du segment « strié » bien que la hauteur des cellules « à sels » soit encore réduite à ce niveau. L'extrémité proximale de l'arbre collecteur montre une différenciation particulière : le revêtement épithélial a un aspect bistratifié dû à l'augmentation de la taille cellulaire mais aussi à la présence de nombreuses cellules basales ovoïdes, à noyau allongé, orientées perpendiculairement à la lame basale (pl. III F). Les replis membranaires y sont aussi plus abondants et la striation basale plus nette en microscopie photonique. Cette spécialisation n'apparaît que sur une courte distance et mène au revêtement épidermoïde du canal excréteur.

Les fosses nasales de *Sceloporus magister* et *Sceloporus undulatus* sont semblables à celles de *Sceloporus poinsetti* et la glande nasale présente les mêmes caractéristiques. Toutefois, chez *Sceloporus magister*, si la glande occupe un volume comparable, les tubules paraissent moins développés

Source MNHN, Paris

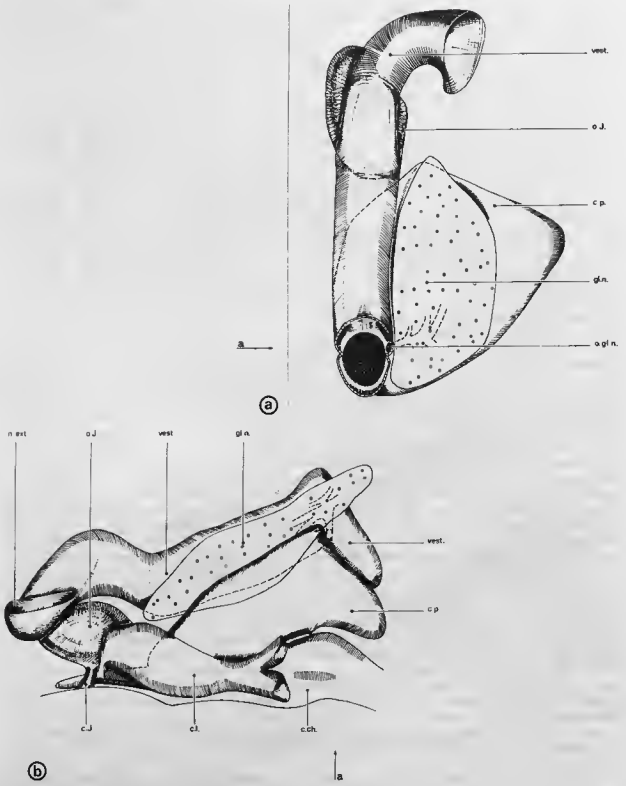


FIGURE 6. — *Uta stansburiana*. Reconstitution des fosses nasales en vue dorsale (a) et en vue latérale (b).

Source MNHN, Paris

(pl. IV A). Leur diamètre est plus réduit, notamment dans leur portion « striée » (40 à 60 μ), et le tissu conjonctif qui les entoure constitue une part importante de la glande. La spécialisation proximale du tube collecteur n'est pas sensible, les cellules basales y restant de petite taille comme dans tout le segment « strié ».

Uta stansburiana (Baird et Girard, 1852).

La disposition des fosses nasales rappelle nettement celle de *Sceloporus*. Le vestibule, plus long, affecte en vue dorsale la forme d'un J renversé (fig. 6a). Cylindrique, entouré d'un large anneau de tissu érectile, il s'étend jusqu'à la partie postérieure de la chambre principale qu'il surmonte dorsomédialement en un trajet légèrement ascendant (fig. 6b). Après un dernier coude, il communique avec le cavum dans l'angle dorsomédial (fig. 7a). De taille réduite, aplatie dorsoventralement et dépourvue de conque, la chambre principale s'ouvre dans la moitié antérieure du plafond buccal. Le sillon choanal est court et ses marges étroites. Il s'ouvre dans la partie basse du cavum, laquelle se poursuit postérieurement par une large mais courte gouttière nasopharyngée (fig. 7a). Le canal lacrymal, volumineux dans sa portion antérieure, débouche à l'extrémité rostrale du sillon choanal. L'organe de Jacobson paraît bien développé. La glande nasale n'est guère plus épaisse que chez *Sceloporus* mais plus allongée. Elle occupe la même position, accolée latéralement au vestibule et dorsalement au cavum (fig. 7a). Un court conduit excréteur s'en détache au niveau de son quart caudal et débouche latéralement dans le vestibule, immédiatement au-dessus de son ouverture dans le cavum.

L'épithélium épidermoïde du vestibule est mince, comme chez *Sceloporus*. L'épithélium olfactif tapisse surtout le fond du cavum. Sa hauteur maximale ne dépasse pas 75 μ au plafond et 40 μ au plancher de la chambre. Les glandes de Bowman sont peu nombreuses. Rostralement, l'épithélium sensoriel ne s'avance pas au-delà de la fente postérieure des choanes. La moitié antérieure du cavum est donc revêtue uniquement par l'épithélium respiratoire. Les cellules érythrophiles y sont abondantes, à l'inverse des mucocytes, peu fréquents. L'organe de Jacobson développe une éminence fungiforme, latérale ; son épithélium sensoriel dont la hauteur varie de 80 à 120 μ est repoussé médialement.

La glande nasale externe se caractérise par le développement des canaux « striés » qui représentent, en volume, plus de la moitié de l'organe (pl. IV B). Ils constituent une plus grande portion tubulaire (supérieure à la moitié) que chez *Sceloporus* et leur diamètre varie de 30 à 75 μ. Ils sont revêtus du même type de cellule « à sels » que chez *Sceloporus*, essentiellement des cellules pyramidales à noyau ovoïde central et cytoplasme granuleux sombre. Les replis basaux sont nombreux mais les cellules basales petites et peu abondantes. La portion tubulaire distale, de diamètre réduit (10 à 25 μ), est garnie de cellules cubiques mucosécreuses et de cellules à villosités. Les premières possèdent un noyau ovoïde basal et contiennent dans leur moitié apicale des granules de sécrétion érythrophiles. Elles renferment toutefois une teneur notable en protides, histochimiquement décelable. Les secondes, souvent volumineuses, à noyau central, portent à leur extrémité apicale une couronne de longues villosités. Relativement abondantes, elles alternent avec le type cellulaire précédent. La transition entre les deux types d'épithéliums, brutale comme chez *Sceloporus*, s'opère à des niveaux variables selon la position des tubules. Le conduit excréteur de la glande est tapissé d'un épithélium épidermoïde.

Uma exsul (Schmidt et Bogert, 1947)

Les fosses nasales d'*Uma exsul* ressemblent à celles d'*Uta stansburiana*. Toutefois, le vestibule est encore plus allongé, notamment sa portion caudale qui réalise un coude complet, en forme de U, pour venir se souder au cavum par l'arrière et en constituer, de ce fait, le fond (fig. 7c). L'épithélium épidermoïde, vestibulaire, s'étend même dans l'angle dorsomédial du cavum, accompagné de son chorion érectile. Le canal excréteur de la glande nasale débouche toujours à l'extrémité postérieure du conduit vestibulaire, dans sa portion terminale basse, à l'angle dorsolatéral (fig. 7c). Le cavum est plus réduit que chez *Uta stansburiana*. L'épithélium olfactif en tapisse le fond et s'avance rostralement, comme chez *Sceloporus poinsetti*, selon deux languettes, dorsale et médiale. La première, plus développée, s'étend jusqu'à l'extrémité antérieure de la chambre. Particulièrement bas (60 μ), l'épithélium olfactif montre un pourcentage faible (60 % environ) de cellules sensorielles. La glande nasale externe

Source : MNHN, Paris

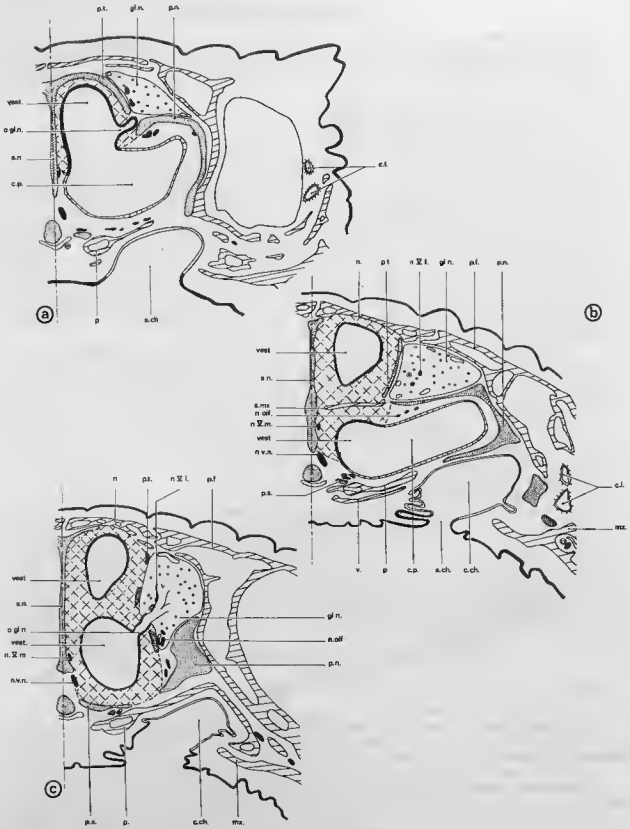


FIGURE 7. — *Uta stansburiana*. Coupe transversale intéressant les structures nasales (a). *Uma exsul*. Coupes transversales (b, c).

Source : MNHN, Paris

occupe la même situation que chez *Uta stansburiana* mais est plus massive dans sa portion postérieure (fig. 7b et c). Toutefois, les tubules, revêtus des mêmes types cellulaires, y occupent un volume relatif comparable. L'organe de Jacobson, d'assez petite taille, est versé médialement comme chez *Uta*.

Holbrookia maculata (Girard, 1851).

L'orifice des narines est situé au niveau de l'organe de Jacobson. La disposition des fosses nasales rappelle fort celle des Iguanidés précédents. Le vestibule, entouré d'un anneau épais de tissu érectile, décrit en vue dorsale un J renversé (fig. 8b). Sa moitié caudale suit un trajet plus ascendant que chez *Uta stansburiana*, les structures nasales étant plus courtes (fig. 8a). Bien que la dernière courbure menant à l'extrémité postérodorsale du cavum soit plus prononcée, l'épithélium épidermoïde ne tapisse pas tout le fond de la chambre principale (fig. 8d). Le cavum est plus court que chez *Uta* et moins aplati, notamment dans sa portion postérieure (fig. 8c). Les choanes s'ouvrent sous la quasi-totalité de la chambre principale. Le sillon choanal est peu profond et ses marges béantes. Comme chez les Iguanidés précédents, le canal lacrymal, renflé, débouche à l'extrémité antérieure du sillon, à proximité du canal de Jacobson. L'organe voméronasal, réduit, présente même disposition et même structure. La glande nasale paraît assez volumineuse (fig. 8c). Sa portion caudale est massive, comme chez *Uta*, et son court canal excréteur débouche sur la face latérale du vestibule, au niveau de son coude postérieur, à l'endroit où celui-ci s'ouvre, par son plancher, dans le cavum (fig. 8d).

La hauteur de l'épithélium épidermoïde varie de 10 à 15 μ. L'épithélium olfactif est localisé à une aire restreinte jouxtant le revêtement vestibulaire. Haut de 50 à 80 μ, il comprend 3 ou 4 assises de cellules sensorielles et est normalement fourni en glandes de Bowman. Dans l'épithélium respiratoire, les cellules érythrophiles et les mucocytes, également abondants, alternent avec les cellules ciliées. Le revêtement épithélial de la glande nasale est semblable à celui observé chez *Uta*. Les segments « striés », dont le diamètre n'excède pas 60 μ, ne représentent pas plus des deux tiers du volume tubulaire. Les replis membranaires basaux ont un développement limité. Les cellules mucoséreuses sont abondantes dans la portion distale. A l'inverse, les cellules à bordure apicale villositaire sont moins nombreuses que chez *Uta*.

Phrynosoma modestum (Girard, 1852), *P. cornutum* (Harlan, 1825)

Du fait de la brièveté du museau, les fosses nasales de *Phrynosoma* sont encore plus ramassées dans le sens antéropostérieur que chez *Holbrookia maculata*, si bien que le cavum s'étend surtout en hauteur, coiffé dorsalement par l'extrémité postérieure du vestibule (fig. 9a et b). Les narines occupent une position assez haute sur les côtés du museau. Le conduit vestibulaire descend en direction médiale puis, après un premier coude, remonte presque verticalement pour se courber à nouveau et se diriger vers le cavum. Fortement contourné, il décrit un S en vue latérale. Le sillon choanal est étroit et peu profond. En raison de la disposition particulière des structures nasales, l'ouverture des choanes est orientée obliquement et entaille la région moyenne de la chambre. Caudalement, le sillon se poursuit par une gouttière peu profonde. La situation des orifices lacrymaux ne diffère pas de celle des autres Iguanidés, de même que celle de l'organe de Jacobson. Devant l'absence de cornet, la glande nasale, entièrement extracapsulaire, est située latéralement au vestibule et dorsalement au cavum, mais elle paraît ici plus massive (fig. 9c et d). Le conduit excréteur s'échappe médialement au niveau de son quart caudal. Il débouche sur la face latérale du vestibule, surplombant l'endroit où celui-ci s'ouvre largement dans le cavum (fig. 9d).

L'épithélium épidermoïde du vestibule, plus épais que chez *Holbrookia*, ne dépasse pas toutefois 15 μ. Le chorion érectile est très développé (épaisseur moyenne : 250 à 300 μ). Comme chez *Holbrookia*, l'épithélium olfactif, localisé au voisinage de l'orifice du vestibule, recouvre le fond du cavum et s'étend rostralement sur le plafond. Sa structure est comparable, son épaisseur variant de 50 à 70 μ. La glande nasale (pl. V E) rappelle nettement celle d'*Uta*. La partie distale des tubes (diamètre de 30 à 40 μ) est tapissée de cellules renflées, à noyau basal et à cytoplasme dense garni de granules individualisés d'un produit de sécrétion faiblement APS-positif, riche en protides mais pourvu de mucines acides. Des cellules à cytoplasme plus clair, porteuses de villosités apicales les séparent de place en place et

Source : MNHN, Paris

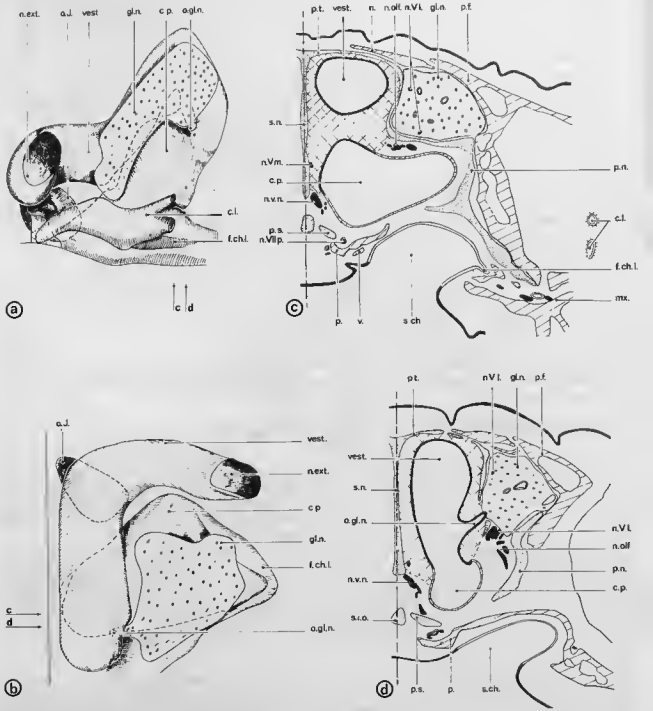


FIGURE 8. — *Holbrookia maculata*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue latérale, (b) vue dorsale et coupes transversales (c, d).

Source : MNHN, Paris

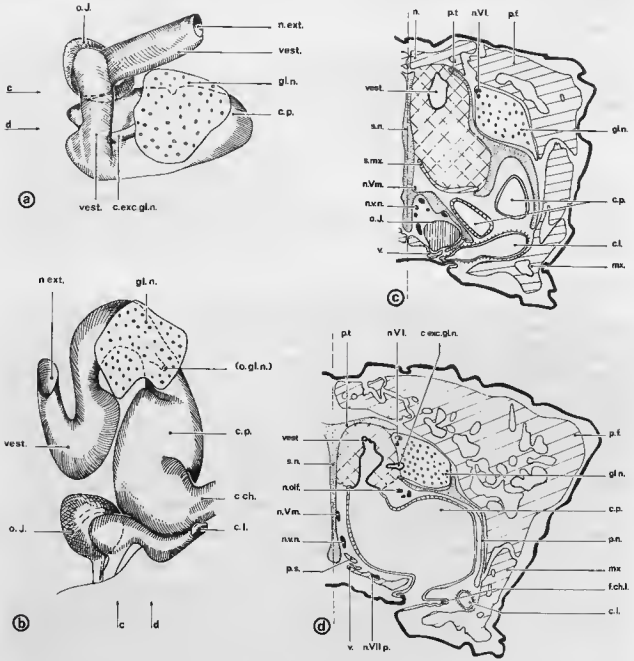


FIGURE 9. — *Phrynosoma modestum*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue dorsale, (b) vue latérale et coupes transversales (c, d).

Source : MNHN, Paris

revêtent des aspects différents selon qu'elles sont ou non comprimées par les éléments précédents. Le segment « strié », de diamètre plus important (50 à 80 μ), ne présente pas cependant une spécialisation plus poussée que chez *Uta* ou *Sceloporus*.

Cophosaurus texanus (Troschel, 1852)

La disposition des fosses nasales de *Cophosaurus texanus* rappelle étroitement celle d'*Uma exsul*. Le conduit vestibulaire, cylindrique, spacieux, est entouré d'un manchon peu épais de tissu érectile. Il débouche à l'extrémité caudale du cavum dont il constitue le fond. La chambre principale, ovoïde, réduite, s'ouvre largement dans la moitié antérieure du plafond buccal. L'épithélium olfactif, peu étendu, bas (40 à 50 μ seulement), en tapisse le fond et une partie du plafond. Il renferme peu de glandes de Bowman. Dans l'épithélium respiratoire, les cellules érythrophiles sont abondantes ; il existe peu de mucocytes, sauf dans le sillon choanal et la fissure choanale latérale. L'organe de Jacobson, faiblement développé, verse médialement. La glande nasale, massive, est totalement extracapsulaire. Les segments « striés » sont peu nombreux mais représentent en volume presque la moitié de la glande (pl. IV C), étant donné leur grand diamètre (60 à 80 μ). La striation basale des cellules, marquée, témoigne de nombreuses digitations membranaires. Les cellules basales sont présentes. Les segments distaux renferment les mêmes types cellulaires que chez les précédents Iguanidés ; les cellules mucosécréuses y abondent mais, de place en place, apparaissent des cellules à villosités apicales.

Sauromalus obesus (Baird, 1858)

Le vestibule, large et allongé, décrit un S en vue dorsale (fig. 10a). Il est entouré d'un épais manchon de tissu caverneux, notamment au plancher de la narine et au niveau des courbes du conduit. La courbure antérieure est la plus prononcée. Le vestibule suit un trajet légèrement ascendant (fig. 10b) et débouche sur la face dorsolatérale du cavum, dans sa région moyenne. Le cavum est occupé par une conque volumineuse marquant le développement extrême de la glande nasale (fig. 10d). Sur les coupes transversales, le cavum s'aplatit dorsoventralement dans son tiers antérieur alors que la glande nasale, de forme triangulaire, occupe une position extracapsulaire, comparable à celle observée chez *Sceloporus*. Mais, dans sa région moyenne et postérieure, la glande nasale s'élargit considérablement, repoussant devant elle la paroi latérale de la chambre dont la lumière est alors haute et étroite. Elle possède un court canal excréteur qui débouche au plancher vestibulaire, à l'extrémité postérieure de ce dernier (fig. 10d). Les choanes béantes s'ouvrent sous la totalité du cavum. Le canal lacrymal débouche à l'extrémité rostrale de ce dernier. L'organe de Jacobson paraît faiblement développé (fig. 10c).

L'épithélium vestibulaire est mince (10 à 15 μ d'épaisseur). L'épithélium olfactif tapisse les parois latérale et médiale du cavum et s'étend sur le fond, alors que l'épithélium respiratoire en garnit essentiellement le cul-de-sac antérieur ainsi que le sillon choanal. Le premier est bas (30 à 35 μ) sur la paroi médiale où il ne compte que 2 à 3 assises de cellules sensorielles, mais plus épais (65 à 75 μ) lorsqu'il tapisse la conque. Les glandes de Bowman sont assez nombreuses et développées. Le second comporte des cellules ciliées et de fréquentes cellules muqueuses. Les cellules érythrophiles ne s'observent qu'au voisinage de l'épithélium olfactif. La zone entourant l'orifice vestibulaire est tapissée par des mucocytes hauts et étroits ; des glandes tubuleuses simples s'y constituent même. Dans la fissure latérale et le sillon choanal, les mucocytes sont encore relativement abondants. L'épithélium voméronasal est normalement développé (120 à 140 μ d'épaisseur) mais l'extension en dôme réduite. La glande nasale occupe un volume comparable à celle d'*Uromastix acanthinurus*, mais l'organisation de l'arbre glandulaire se montre plus régulière. Elle est particulièrement visible sur les coupes transversales (pl. IV D) : les tubules rayonnent géométriquement à partir du canal excréteur, les extrémités tubulaires borgnes se regroupent à la périphérie de l'organe et seuls quelques courts segments distaux s'observent dans la région centrale, occupée par les segments « striés ». L'organisation vasculaire paraît également plus nette. Les artérioles pénètrent la glande près du hile central et se ramifient en de nombreux capillaires côtoyant les tubules pour rejoindre les sinus veineux périphériques. Le tissu conjonctif est abondant, notamment dans la région centrale. Le diamètre du tubule glandulaire croît régulièrement depuis son extrémité bor-

Source : MNHN, Paris

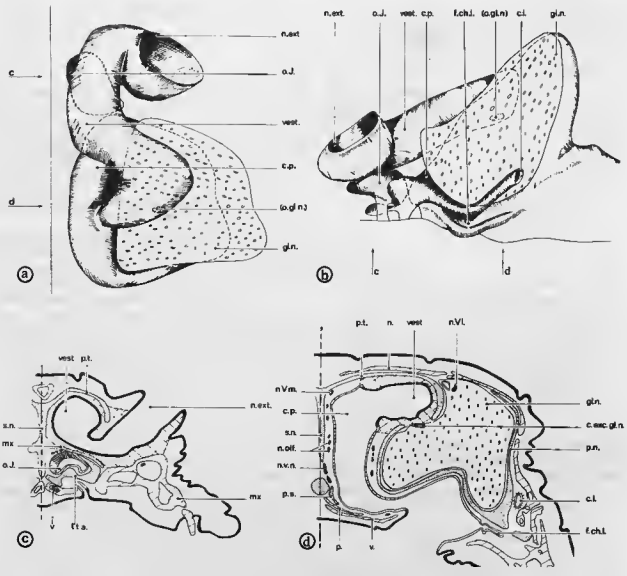


FIGURE 10. — *Sauromalus obesus*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue dorsale, (b) vue latérale et coupes transversales (c, d).

gne (20 à 25 μ) jusqu'à l'approche du canal excréteur (60 à 70 μ). Comme chez *Uromastix acanthinurus*, les cellules « à sels » s'étendent sur la quasi-totalité du tubule, les cellules glandulaires classiques étant regroupées à l'extrémité borgne. Si les différents segments tubulaires ne se distinguent pas aussi nettement en microscopie photonique, l'aspect ultrastructural est par contre identique. Le court segment distal, à parcours sinueux, comporte essentiellement des cellules mucoséreuses présentant les mêmes affinités histochimiques que les éléments correspondants de l'Agamidé (pl. IV F). Il contient aussi des cellules « à sels ». Elles présentent le même aspect, si ce n'est leur diamètre différent. Les cellules « à sels » appartiennent aux deux types, « clair » et « sombre », mais tous les intermédiaires existent (pl. IV E). Leurs caractéristiques ultrastructurales rappellent celles observées chez *Uromastix* et les espaces intercellulaires ont une extension comparable. Le segment proximal, de diamètre plus réduit que chez *Uromastix acanthinurus*, possède encore les deux types de cellules « à sels », mais leur forme est plus allongée, les prolongements cytoplasmiques sont plus nombreux, les interdigitations latérales plus lon-

Source : MNHN, Paris

gues et orientées tangentiellement à la paroi et les cellules basales plus abondantes que dans le segment moyen.

Dipsosaurus dorsalis (Baird et Girard, 1852)

La disposition des fosses nasales rappelle celle de *Sauromalus obesus* par la forme contournée en S du vestibule, par la réduction et l'aplatissement latéral du cavum ainsi que par le développement extrême de la glande nasale externe (fig. 11). Cette dernière s'étend depuis le bord postérieur de la narine jusqu'à l'extrémité caudale du cavum qu'elle côtoie latéralement. Toutefois, sur les coupes transversales, la glande semble moins massive, dans ses deux tiers postérieurs, que chez *Sauromalus*, son extension étant limitée par celle du vestibule (fig. 12a). Son court canal excréteur débouche au plancher vestibulaire, au niveau de la communication de ce dernier avec la chambre principale. Les choanes s'ouvrent sous les deux tiers antérieurs du cavum. Le sillon est étroit et peu profond mais la fissure choanale latérale nettement marquée. L'organe de Jacobson paraît peu développé.

Le revêtement histologique des cavités nasales ne diffère pas grandement de celui observé chez *Sauromalus*. L'épithélium vestibulaire, mince, est entouré d'un manchon érectile particulièrement développé (150 à 250 μ). Ce tissu lacunaire s'étend sous l'épithélium olfactif, dans sa partie latérale. L'épithélium sensoriel est plus épais que chez *Sauromalus* : 50 à 65 μ sur la paroi médiale du cavum, 70 μ sur la conque, mais il comporte peu de glandes de Bowman. L'organisation de la glande nasale externe semble plus désordonnée que chez *Sauromalus*, bien que l'arbre glandulaire rayonne toujours à partir du hile excréteur ; elle rappelle ainsi celle d'*Uromastix*, les extrémités distales étant présentes à n'importe quel niveau de la glande. Le tissu conjonctif est réduit dans la région périphérique, les tubules se côtoyant fréquement, mais plus étendu dans la région de l'arbre collecteur. Trois portions tubulaires se distinguent : distale, intermédiaire et proximale. Le segment proximal se différencie encore plus nettement que chez *Uromastix acanthinurus*, non seulement par son diamètre supérieur (70 à 120μ) à ceux des segments moyen et distal (25 à 50μ), mais surtout par la spécialisation cellulaire et le développement extrême des replis membranaires (pl. V C). En effet, dans cette portion tubulaire, les cellules « à sels » sont très allongées, les prolongements cytoplasmiques basaux étirés et fort complexes, les espaces intercellulaires particulièrement marqués et envahis par des digitations fournies, orientées perpendiculairement à la paroi cellulaire et s'étendant jusque dans la zone apicale. Les cellules basales sont très abondantes et, en microscopie photonique, la portion tubulaire proximale prend une apparence bistratifiée caractéristique, accentuée encore par la striation transversale (pl. V B). Elle renferme, comme la portion moyenne (pl. V A), des cellules « claires » et « sombres », les différences entre ces deux types ne s'estompant que dans la partie terminale de l'arbre collecteur. Les proportions relatives des divers segments diffèrent de celles observées chez *Uromastix acanthinurus*. Les portions proximales, plus longues, occupent une part importante de la glande, au détriment des portions intermédiaires. Les portions distales, trés courtes, ont une lumière irrégulière. Elles sont tapissées de cellules renflées dont le noyau, basal, possède une chromatine sombre et hétérogène et dont le cytoplasme est envahi par des granulations sidérophiles, riches en protides, alcyanophiles, mais ayant peu d'affinité pour l'APS. Ces cellules appartiennent au type mucoséreux comme celles décrites précédemment chez *Sceloporus* mais, là encore, elles ont une morphologie proche de celle des cellules séreuses ou séromuqueuses. Elles sont séparées par des cellules « claires » porteuses de villosités apicales.

Ctenosaura pectinata (Weigmann, 1834)

La disposition des fosses nasales est identique à celle de *Sauromalus obesus* et les caractéristiques histologiques de leur revêtement sont similaires. La glande nasale externe, particulièrement développée (fig. 12b), a une organisation rayonnée. Les courtes extrémités distales, sinueuses, regroupant les cellules glandulaires, se tiennent à la périphérie de l'organe. Le trajet tubulaire, assez rectiligne en direction du hile excréteur, est parsemé de dichotomies secondaires d'autant plus abondantes que l'on se rapproche du canal excréteur (pl. V D). Le diamétre du tubule croît progressivement de la périphérie au centre de l'organe : 30 à 40 μ dans la portion distale, 30 à 60 μ dans la portion moyenne et 80 à 140 μ dans la

Source MNHN, Paris

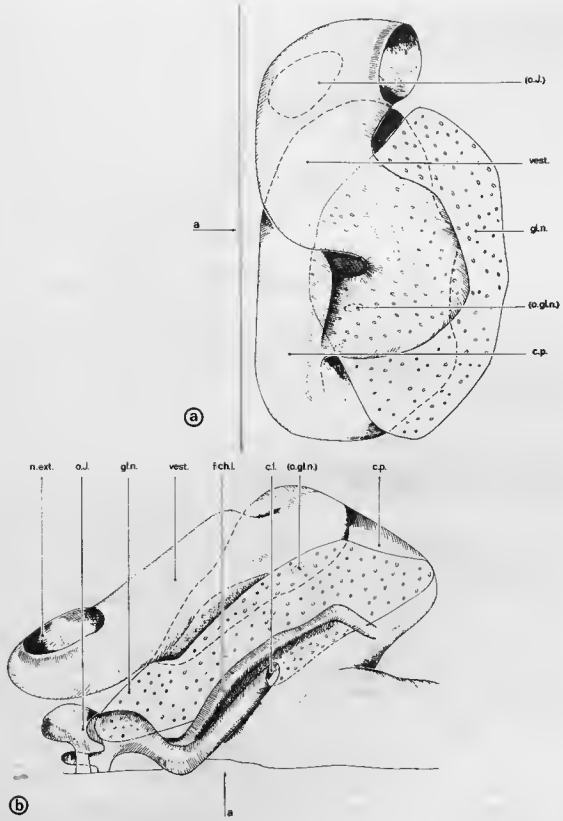


FIGURE 11. — *Dipsosaurus dorsalis*. Reconstitution des fosses nasales en vue dorsale (a) et en vue latérale (b).

Source MNHN, Paris

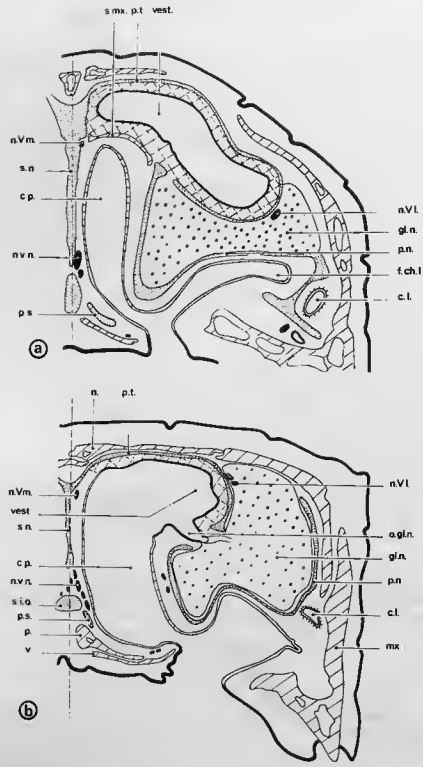


FIGURE 12. — *Dipsosaurus dorsalis*. (a) Coupe transversale des structures nasales. *Ctenosaura pectinata*. (b) Coupe transversale.

Source : MNHN, Paris

portion proximale. L'arbre collecteur est très ramassé mais particulièrement fourni, son diamètre varie de 140 à 200 μ. Il débouche dans un court canal excréteur à revêtement épidermoïde, dont l'orifice se situe au plancher vestibulaire, au niveau de sa communication avec le cavum (fig. 12b). Le revêtement de la majeure partie des tubules rappelle nettement celui observé chez *Sauromalus obesus* ou *Dipsosaurus dorsalis*. L'extrémité distale contient des cellules « claires » porteuses de villosités apicales. La portion moyenne, la plus longue, renferme uniquement des cellules « à sels », « claires » et « sombres », dépourvues de produit de sécrétion figuré (pl. V D). De nombreuses variations existent à partir de ces deux types cellulaires. Au niveau proximal, les cellules « à sels », plus hautes, étirées, ont un aspect uniforme, devenant toutes « moyennement » sombres. Le noyau, allongé, occupe toujours une position centrale dans un cytoplasme finement granuleux. Les cellules basales sont nettement plus nombreuses que dans la portion moyenne. L'arbre collecteur revêt ainsi un aspect bistratifié rappelant celui observé chez *Dipsosaurus dorsalis*, mais ici ce type de revêtement semble moins étendu. La lumière du tubule est réduite quel que soit le niveau tubulaire. La vascularisation de la glande est abondante et des capillaires côtoient fréquemment les tubules. Le flux sanguin est à contre-courant de l'écoulement glandulaire, l'apport artériel s'effectuant au niveau du hile excréteur et les sinus veineux se regroupant dans la zone périphérique.

Iguana iguana (Linné, 1758)

Le vestibule décrit un S en vue dorsale et débouche sur la face dorsolatérale du cavum (fig. 13b). Il est entouré d'un manchon peu épais de tissu érectile. Assez haut et aplati latéralement dans son tiers rostral, le cavum est occupé, dans son tiers moyen, par une conque volumineuse, attachée d'abord dorsolatéralement (fig. 13c) puis dorsalement (fig. 13d), mais son tiers caudal est beaucoup plus spacieux (fig. 13a). Les choanes incisent les deux tiers postérieurs du cavum. Les marges du sillon choanal, d'abord étroites, s'évasent vers l'arrière, menant à une gouttière nasopharyngée double, éversée latéralement. L'orifice lacrymal postérieur, allongé, s'ouvre directement dans le sillon choanal ; sa marge rostrale atteint l'orifice de l'organe de Jacobson et sa marge caudale les choanes. L'orifice lacrymal antérieur, plus réduit, borde médialement celui de l'organe de Jacobson. Ce dernier, assez petit, présente la structure classique en « champignon ». La glande nasale, massive, occupe d'abord une position extracapsulaire, bordant latéroventralement le vestibule et surplombant le canal lacrymal, puis elle devient intraconchale. Son attache dorsale se pédiculise (fig. 13d), réduisant son extension caudale. Un court canal excréteur se dégage dorsalement, dans la région moyenne de la glande, et se dirige rostralement pour déboucher dans la paroi latérale du vestibule, dans son angle postérieur.

L'épithélium vestibulaire, de structure pratiquement épidermique, mesure en moyenne 15 μ de hauteur. L'épithélium olfactif tapisse la partie supérieure du cavum ainsi que les faces dorsolatérale et dorsomédiale de la conque, alors que l'épithélium respiratoire occupe la partie inférieure et la face ventrale de la conque. Dans le premier, peu épais (60 à 80 μ environ), les noyaux des cellules de soutien se mêlent à ceux des cellules sensorielles, en nombre réduit (en moyenne 60 % des cellules). Les glandes de Bowman sont assez nombreuses. Cellules ciliées et mucocytes alternent dans la plupart de l'étendue de l'épithélium respiratoire. Les derniers dominent largement sur les lèvres des choanes. Les cellules érythrophiles ne s'observent qu'au voisinage immédiat de l'épithélium olfactif. Dans l'organe de Jacobson, les cellules ciliées de l'épithélium ventral paraissent pauvres en produit de sécrétion. Il existe aussi des cellules mucosécreuses, notamment au voisinage de l'épithélium sensoriel et au niveau du conduit de l'organe. L'épithélium sensoriel voméronasal est développé (160 μ d'épaisseur). La glande nasale présente une organisation rayonnée, visible sur coupes transversales ou sagittales, qui rappelle celle observée chez *Sauromalus obesus*. Les tubules subissent 5 à 10 ramifications successives et leur diamètre croît progressivement depuis leur extrémité borgne (15 à 20 μ) jusqu'au niveau de l'arbre collecteur (50 à 60 μ) Il existe peu d'îlots distaux dans la région centrale de la glande. La lumière du tubule est très petite, excepté au niveau du collecteur principal, mais cette portion est très courte. Seule, l'extrémité distale des tubules, à parcours sinueux et d'aspect désordonné, est garnie de cellules mucosécreuses, comme chez *Sauromalus obesus* ou *Dipsosaurus dorsalis*. Des cellules riches en mitochondries, dépourvues de produit de sécrétion et porteuses de villosités apicales s'observent de place en place. La majeure

Source : MNHN, Paris

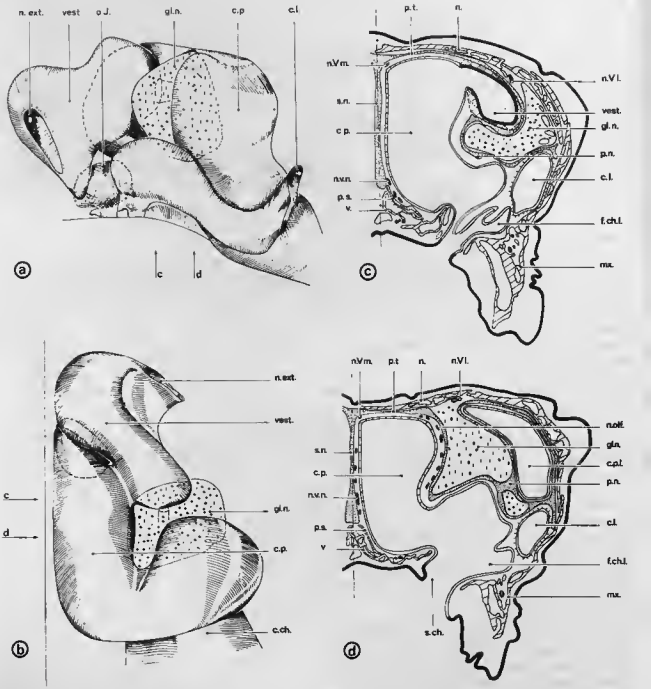


FIGURE 13. — *Iguana iguana*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue latérale, (b) vue dorsale et coupes transversales (c, d).

Source : MNHN, Paris

partie du tubule est ainsi tapissée de cellules « à sels ». Celles-ci appartiennent au type « clair » ou « sombre » ou à toute forme intermédiaire (pl. VI D). Elles sont hérissées de replis membranaires latéraux et développent des prolongements basaux analogues à ceux décrits chez *Sauromalus* ou *Dipsosaurus*. Les cellules basales sont peu nombreuses, sauf dans la portion terminale du collecteur principal où le revêtement prend un aspect bistratifié conduisant à l'épithélium malpighien du canal excréteur. Les cellules « à sels » y sont aussi plus étroites et plus hautes et leur cytoplasme paraît généralement dense. Les ramifications artériolaires se rencontrent préférentiellement au niveau du hile excréteur alors que les sinus veineux occupent la périphérie de la glande.

Plica umbra (Linné, 1758)

Le vestibule décrit un L renversé en vue dorsale (fig. 14a). Il débouche sur la face dorsomédiale du cavum, dans sa région moyenne (fig. 14b). Il est entouré d'un anneau relativement épais de tissu érectile (150 à 200 μ). Le cavum est large mais aplati dorsoventralement dans sa moitié antérieure (fig. 14c). Sa moitié postérieure est plus spacieuse et plus haute, mais la lumière est occupée en bonne partie par une conque attachée à la face dorsale du cavum (fig. 14d). Les choanes s'ouvrent sous la moitié antérieure de la chambre. Le sillon choanal est large et profond, souligné par une expansion (ectochoanale) de la marge vomérienne. Une fissure s'inscrit latéralement sur toute sa longueur. Deux gouttières nasopharyngées, largement béantes, le continuent. Le canal lacrymal, renflé dans sa portion antérieure, débouche à l'extrémité rostrale des choanes, par un orifice de faible diamétre. L'organe de Jacobson est de petite taille. La glande nasale externe est peu développée (fig. 14c). Située latéralement au vestibule, elle s'immisce dans l'espace intraconchal, formant une protubérance dans la chambre. Un court canal excréteur s'échappe médialement, au niveau de son tiers postérieur, et débouche sur la face latérale du vestibule, peu avant sa communication avec le cavum (fig. 14a).

L'épithélium vestibulaire est relativement épais (15 μ en moyenne). L'épithélium olfactif tapisse la partie supérieure du cavum et s'étend sur les faces latérale et médiale de la conque ainsi que sur la paroi antorbitaire. Les noyaux des cellules de soutien sont rangés de façon trés irréguliére et mélangés aux noyaux des cellules sensorielles. Les glandes de Bowman sont peu nombreuses. L'épithélium respiratoire, principalement composé de mucocytes, garnit la partie basse du cavum et son extrémité rostrale. Des glandes muqueuses simples se constituent. Les cellules érythrophiles sont surtout abondantes au voisinage de l'épithélium olfactif, les cellules ciliées plus nombreuses dans le sillon choanal. La glande nasale comporte un nombre restreint de tubules disséminés dans un tissu conjonctif lâche (pl. V F). Dans sa partie distale, qui présente un parcours plus sinueux, le tubule possède une lumière étroite. Il est tapissé essentiellement de deux types d'éléments glandulaires, mucosécreux, mais inégalement représentés et morphologiquement différents. L'un, prismatique, possède un noyau ovoïde ou allongé, à chromatine sombre, hétérogène, surmontant une zone dense, fortement basophile, riche en formations ergastoplasmiques. La moitié apicale contient de petites granulations sidérophiles individualisées. L'autre, moins abondant, souvent fusiforme, voit son pôle apical empli de vésicules de sécrétion d'un produit APS-positif et riche en mucines acides. Ces deux types cellulaires garnissent l'essentiel du tubule, mais des cellules de plus grande taille, pyramidales, à cytoplasme fin, à noyau sphérique, clair, porteuses de villosités apicales s'intercalent de place en place, surtout au fond du tubule. Au niveau de l'arbre collecteur, le diamètre du tubule augmente (60 à 70 μ), mais, sa lumière s'élargissant fortement, les cellules de revêtement restent peu élevées (pl. V F). Ces dernières, prismatiques, à noyau ovoïde central, à cytoplasme finement granuleux et dépourvues de produit de sécrétion figuré ne portent pas, en microscopie photonique, de striation basale nette. Le canal collecteur, très court, spacieux, possède un épithélium bas, fait de cellules cubiques surmontant des cellules basales et menant au revêtement épidermoïde du canal excréteur. Les segments « striés », peu différenciés, présentent en microscopie électronique des interdigitations membranaires peu développées.

Source : MNHN, Paris

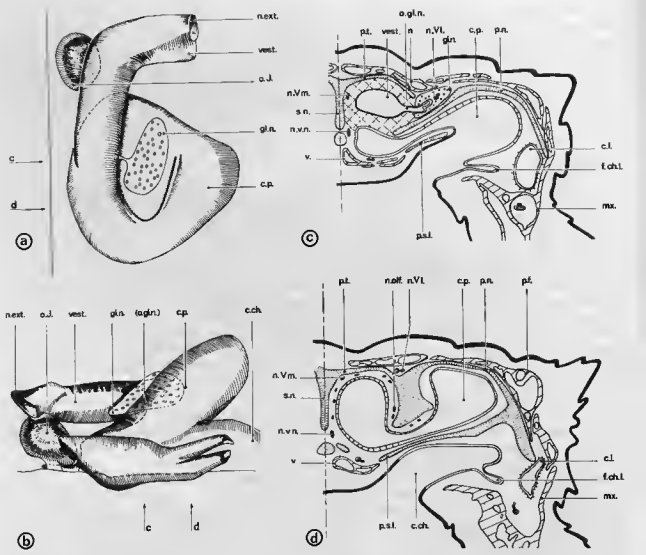


FIGURE 14. — *Plica umbra*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue dorsale, (b) vue latérale et coupes transversales (c, d).

LACERTIDAE

Acanthodactylus boskianus asper (Audouin, 1829).

Le vestibule, modérément allongé, suit un trajet en S à peine esquissé et débouche à l'extrémité antérieure du cavum, sur sa face dorsolatérale (fig. 15a). Il est entouré d'un manchon développé de tissu érectile. Au bord postérieur de la narine, s'insèrent des chefs musculaires individualisés. Le cavum d'assez grande dimension présente dans sa lumière une conque volumineuse. Celle-ci commence par un bombement dorsolatéral qui s'accentue progressivement, puis se pédiculise (fig. 15b). L'attache devient alors ventrolatérale et la conque occupe la partie centrale de la chambre. Elle est séparée de la paroi par une expansion dorsolatérale du cavum, terminée antérieurement en un cul-de-sac peu profond. La glande nasale, volumineuse, occupe d'abord une position dorsolatérale, extracapsulaire, puis devient

Source : MNHN, Paris

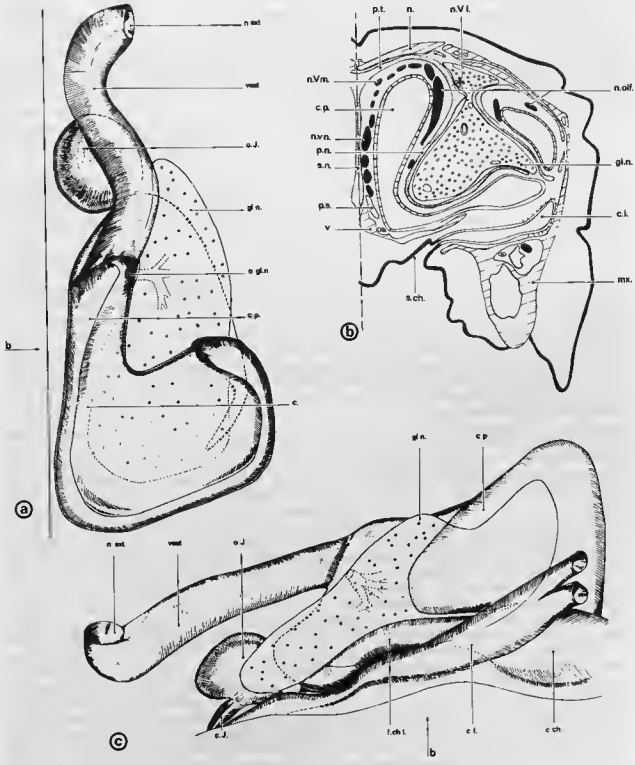


FIGURE 15. — *Acanthodactylus boskianus*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue dorsale, (c) vue latérale et coupe transversale (b).

Source : MNHN, Paris

intraconchale. Son débouché s'effectue, au niveau du tiers antérieur, par un court canal excréteur qui perce la paroi latérale du vestibule, au niveau de sa communication avec le cavum (fig. 15a et c). Les choanes s'ouvrent sous la moitié postérieure du cavum et se poursuivent caudalement par une large gouttière qui s'efface rapidement. Le sillon choanal constitue, dans sa moitié antérieure, une rainure étroite dans laquelle s'ouvre latéralement le canal lacrymal. La fissure choanale latérale ne constitue de ce fait que le débouché de ce dernier. Antérieurement, le sillon choanal reçoit le canal de l'organe de Jacobson. Celui-ci, de grand diamètre, a l'aspect d'un champignon.

L'épithélium vestibulaire, bas (10 μ d'épaisseur), comporte de place en place de petites cellules alvéolaires surmontant le *stratum spinosum*. L'épithélium olfactif garnit les deux tiers supérieurs du cavum. Il s'étend sur les parois dorsale et médiale de la chambre ainsi que sur les zones adjacentes du cornet alors que l'épithélium respiratoire tapisse la partie ventrale et latérale. Assez épais (70 à 80 μ) et riche en cellules sensorielles (75 à 80 %), l'épithélium olfactif comprend de nombreuses glandes de Bowman, généralement de grande taille. Dans l'épithélium respiratoire, les cellules érythrophiles, qui contiennent une faible quantité d'une mucine acide, alternent avec les mucocytes, y compris dans la fissure choanale latérale, les cellules ciliées constituant l'autre moitié des cellules épithéliales. L'épithélium pluristratifié de type buccal remonte sur les lèvres du sillon choanal.

Les tubules de la glande nasale sont revêtus, dans leur partie distale, à lumière étroite, de deux catégories cellulaires alternant régulièrement (pl. VI A). La première est représentée par des éléments prismatiques renflés, à noyaux basaux, de petite taille, sphériques, à chromatine sombre. L'essentiel de la cellule est occupé par de grosses vésicules APS-négatives, dépourvues de mucines acides, mais fortement colorées par les réactions signalétiques des protéines. Les cellules de la seconde catégorie sont au contraire étroites, littéralement écrasées par les précédentes et, seul, un court pédicule mène à la lame basale (pl. VI B). Leur noyau allongé, à chromatine claire, est situé au pôle apical. La zone supranucléaire renferme un nombre réduit de petites granulations individualisées, très fortement APS-positives, riches en mucines acides mais contenant peu de protides. La membrane apicale comporte seulement des microvillosités. Des cellules basales, à grand rapport nucléocytoplasmique, s'observent de place en place. Les espaces intercellulaires sont peu marqués et les replis membranaires latéraux faiblement développés. La portion proximale du tubule ainsi que l'arbre collecteur sont tapissés uniquement de cellules « à sels » d'aspect uniforme avec les fixateurs utilisés. Ces éléments, prismatiques ou pyramidaux, possèdent un noyau central ovoïde, à chromatine claire et un cytoplasme assez dense, finement granuleux. Leurs tiers basal se caractérise, en microscopie photonique, par une striation transversale très nette qui traduit l'existence d'un grand nombre de plicatures membranaires. En effet, en microscopie électronique, le pôle basal des cellules est morcelé par de nombreuses expansions cytoplasmiques filiformes et flexueuses, revêtant le plus souvent l'aspect de boyaux garnis de mitochondries (pl. VI C). Ces digitations, de même que les parois latérales des cellules, sont hérissées de longs replis membranaires qui s'enchevêtrent avec ceux des cellules voisines. La paroi basale de la cellule elle-même est indentée par ces replis qui entrent en contact avec la lame basale. Des capillaires viennent déprimer cette membrane, se logeant étroitement contre les cellules (pl. VI C). Le réseau sanguin semble plus dense autour des segments « striés » qu'autour de la partie profonde des tubules. A l'inverse, le pôle apical des cellules « à sels », réduit, est seulement garni de courtes microvillosités. A son approche, les replis membranaires sont moins développés et les espaces intercellulaires plus étroits. Ceux-ci sont clos par un système de jonction apicale. Les mitochondries, relativement abondantes, possèdent de nombreuses crêtes et une matrice dense. De petits amas de glycogène s'observent de place en place. A part quelques rares éléments très sombres, la densité des cellules « à sels » varie peu en microscopie électronique et les aspects « clair » ou « sombre » n'apparaissent jamais comme chez *Uromastix acanthinurus*. Les cellules basales ne deviennent abondantes que dans la portion la plus proximale de l'arbre collecteur, immédiatement avant la jonction avec le court canal excréteur épidermoïde. Les segments « striés » occupent ainsi les deux tiers environ du volume des tubules bien que leur diamètre (30 à 80 μ) excède peu celui des portions distales (30 à 60 μ). La lumière tubulaire est réduite et le tissu conjonctif peu abondant, limité aux espaces vasculaires. Les tubules constituent 80 à 90 % de la glande.

Source : MNHN, Paris

Acanthodactylus scutellatus audouini (Boulenger, 1918), *Acanthodactylus pardalis* (Lichtenstein, 1823), *Acanthodactylus inornatus inornatus* (Gray, 1838).

Les fosses nasales d'*Acanthodactylus scutellatus* et *Acanthodactylus pardalis* sont similaires à celles d'*Acanthodactylus boskianus*. Cependant, si la glande nasale a un développement comparable, il faut noter que les segments « striés » y occupent un volume plus important. Ce fait tient au plus grand diamètre de ces segments (65 μ en moyenne) alors que celui des portions profondes (20 à 30 μ) paraît plus réduit que chez *Acanthodactylus boskianus*. Toutefois, les types cellulaires de la glande présentent les mêmes caractéristiques ultrastructurales.

Eremias guttulata guttulata (Lichtenstein, 1823), *Eremias rubropunctata* (Lichtenstein, 1823), *Eremias pasteuri* (Bons, 1960).

Les structures nasales d'*Eremias guttulata* (fig. 16a) et *Eremias rubropunctata* présentent une disposition analogue à celle d'*Acanthodactylus*. Le manchon érectile entourant le vestibule se montre modérément développé. L'épithélium épidermoïde, mince, ne contient pas de cellules alvéolaires, bien que le tégument externe en soit pourvu. Les choanes s'ouvrent seulement sous les deux tiers postérieurs du cavum, en position latérale. Le sillon est particulièrement étroit.

La glande nasale présente même développement et même situation que chez *Acanthodactylus* (fig. 16b et c). La partie profonde des tubules, à lumière peu visible, de faible diamètre (20 à 40 μ), renferme les mêmes types cellulaires : des éléments séreux renflés et des éléments mucoséreux comprimés. La partie « striée », de diamètre plus grand (50 à 80 μ), à lumière étroite, est tapissée de cellules « à sels » relativement uniformes, à striation basale nette (pl. VII A). Celle-ci s'accentue au niveau de l'arbre collecteur où la moitié inférieure de la cellule est envahie par les replis membranaires. Les segments « striés » ne représentent que la moitié du volume, étant donné leur petit nombre. Les espaces conjonctifs sont réduits et, comme chez *Acanthodactylus*, les capillaires particulièrement abondants autour des segments « striés ».

Chez *Eremias pasteuri*, les segments « striés » représentent une part plus importante de la glande, l'arbre collecteur étant plus fourni. Cependant, la hauteur des cellules « à sels » ne diffère pas, les diamètres tubulaires étant comparables.

Lacerta (Podarcis) muralis (Laurenti, 1768).

La disposition des fosses nasales de *Lacerta muralis* (fig. 17a et b) rappelle celle observée chez *Acanthodactylus*. Toutefois, le vestibule est ici très court, avec une lumière plus large. Il mène à l'extrémité antérieure du cavum suivant une courbe ascendante. Le tissu érectile qui l'entoure est peu développé, sauf au bord postérieur de la narine. Le cavum s'étend jusqu'au niveau antérieur de l'organe de Jacobson et se révèle plus spacieux que chez *Acanthodactylus*, ce fait tenant à la moindre extension de la conque (fig. 17d). En effet, celle-ci, bien qu'occupant la même situation, est moins renflée et la glande nasale, pour moitié intraconchale, moins développée. De son extrémité rostrale sort un canal excréteur qui débouche latéralement à la limite de l'épithélium épidermoïde vestibulaire (fig. 17c). Les rapports sillon choanal-canal lacrymal sont identiques à ceux observés chez les précédents Lacertidés et les choanes s'ouvrent sous le tiers caudal du cavum. L'organe de Jacobson, de grande taille, présente une structure classique.

La glande nasale possède un drainage essentiellement longitudinal. Le volume des segments « striés » est analogue à celui des segments distaux. Comme chez les Acanthodactyles, la partie profonde des tubules, à lumière réduite et irrégulière, de diamètre assez large (40 à 50 μ), est tapissée de deux types cellulaires. Le plus fréquent est représenté par les éléments séreux, renflés, à cytoplasme envahi par des granules de sécrétion volumineux, alors que les éléments mucoséreux, extrêmement étroits, ne possèdent que très peu de granules apicaux. La partie proximale des tubules, de diamètre à peine plus important (50 à 70 μ), est uniquement garnie de cellules « à sels », à striation basale,

Source : MNHN, Paris

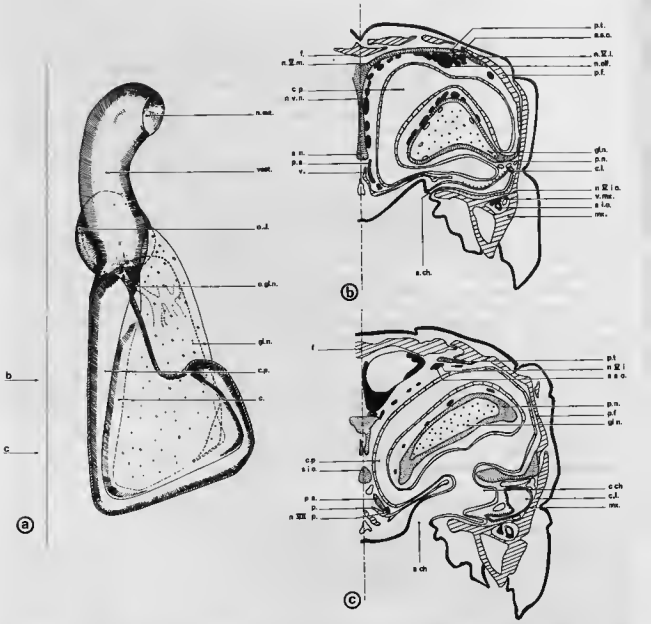


FIGURE 16. — *Eremias guttulata*. Reconstitution des fosses nasales en vue dorsale (a) et coupes transversales (b, c).

d'aspect uniforme en microscopie photonique. La différenciation de ces éléments ne semble pas extrêmement poussée, bien que le tiers basal des cellules soit constitué de digitations longues et flexueuses dont l'extrémité s'appuie sur la lame basale. En effet, la taille des cellules n'augmente que modérément car la lumière du tubule reste large, même au nivcau du canal collecteur (hauteur de l'épithélium : 15 à 20 μ). De nombreux capillaires viennent déprimer la base du tubule. Les cellules basales sont peu nombreuses, excepté dans le canal collecteur. Le revêtement ne devient épidermoïde qu'à proximité immédiate du débouché dans le vestibule.

Source : MNHN, Paris

Lacerta viridis (Laurenti, 1768).

Les caractéristiques des fosses nasales de *Lacerta viridis* sont semblables à celles que nous venons de décrire chez *Lacerta muralis*. La glande nasale, développée, occupe la même situation, mais le diamètre des tubules est réduit, si bien que le tissu conjonctif est important. Comme chez *Lacerta muralis*, le volume des segments « striés » paraît inférieur à celui des segments glandulaires classiques. La lumière du tubule varie peu, excepté dans la portion terminale du canal collecteur. Dans la partie profonde se rencontrent surtout des cellules séreuses caractérisées par un noyau ovoïde ou sphérique, basal et par des granulations érythrophiles de tailles variées (pl. VI E). Les cellules mucosécreuses, beaucoup moins nombreuses, étroites, à noyau allongé situé dans le tiers apical renferment quelques granules APS-positifs. La transition vers le segment « strié » est plus progressive que chez *Lacerta muralis*, marquée par l'apparition, au sein des éléments glandulaires, de cellules volumineuses, à noyau central et à cytoplasme dépourvu de produit de sécrétion. La différenciation des cellules « à sels » s'effectue ainsi progressivement le long de la portion proximale. De diamètre réduit à son origine (30 μ en moyenne), le segment « strié » est revêtu de cellules assez basses avec des espaces intercellulaires et une striation basale peu marqués (pl. VI E). A proximité de l'arbre collecteur, les cellules, dont le tiers basal est indenté par de profondes digitations, sont séparées par des espaces beaucoup plus nets. Elles présentent un aspect uniforme en microscopie photonique. De même, en microscopie électronique, les deux types, « clair » et « sombre », paraissent peu tranchés, bien qu'il existe des variations. Les cellules basales y sont peu nombreuses. Au niveau du canal collecteur, le diamètre croît considérablement (100 μ), mais la lumière est large de sorte que l'épithélium de revêtement ne dépasse pas 30 μ de haut. Les formations membranaires sont mieux marquées. Le nombre de cellules basales augmente fortement. De nombreux capillaires (10 à 12 par tubules), dont le trajet suit celui du tubule, s'inscrivent profondément dans la lame basale.

Lacerta agilis (Linné, 1758).

La glande nasale de *Lacerta agilis* occupe un volume comparable à celle de *Lacerta viridis*, mais les segments « striés » représentent ici les deux tiers environ du volume des tubules (pl. VI F). Le tissu conjonctif se limite aux espaces vasculaires entourant les tubules. Les caractéristiques histologiques des différentes portions tubulaires restent similaires mais, la lumière étant petite, l'épithélium de revêtement paraît plus haut, notamment au niveau de l'arbre collecteur. La spécialisation des cellules « à sels » est comparable à celle observée chez *Lacerta muralis*.

Lacerta (Zootoca) vivipara (Jacquin, 1787).

La glande nasale de *Lacerta vivipara* (fig. 18a et b) occupe également un volume comparable à celle de *Lacerta viridis* mais les segments « striés » y sont nettement moins développés. Ils ne sont présents que dans la portion glandulaire extracapsulaire, au niveau de l'arbre collecteur, d'ailleurs peu fourni. Leur diamètre est élevé (60 à 70 μ environ) mais leur lumière large, si bien que la hauteur de l'épithélium ne dépasse pas 20 μ. Les cellules « à sels », prismatiques, ne montrent pas de striation basale en microscopie photonique et les espaces intercellulaires sont faiblement développés en microscopie électronique. Les cellules basales sont plus nombreuses au niveau du tube collecteur. Dans la portion intraconchale ne s'observent que des tubules glandulaires classiques, à lumière réduite (pl. VII D). Ceux-ci sont garnis essentiellement de cellules séreuses dont le pôle apical est envahi de gros granules érythrophiles. Le second type cellulaire, mucoséreux, n'est représenté que par quelques éléments étroits, disséminés de place en place. Le passage vers les segments « striés » se fait progressivement.

Source : MNHN, Paris

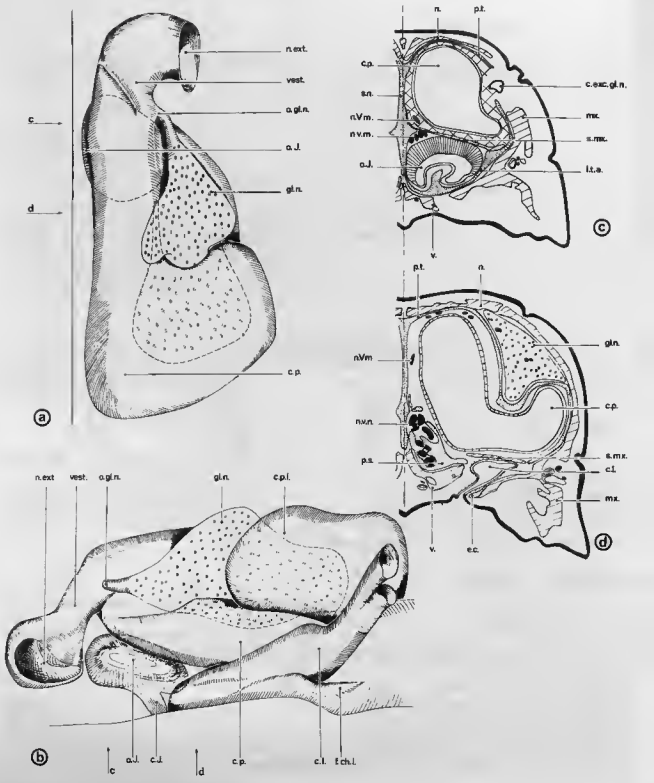


FIGURE 17. — *Lacerta muralis*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue dorsale, (b) vue latérale et coupes transversales (c, d).

Source : MNHN, Paris

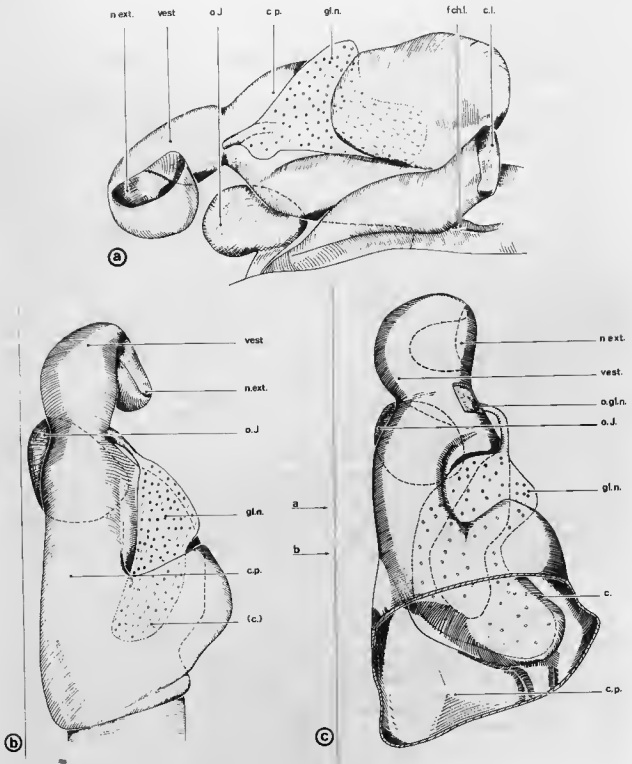


FIGURE 18. — *Lacerta vivipara*. Reconstitution des fosses nasales en vue latérale (a) et en vue dorsale (b). *Cnemidophorus scalaris*. Reconstitution des fosses nasales en vue dorsale (c).

Source : MNHN, Paris

TEIIDAE

Cnemidophorus scalaris (Cope, Williams et Smith, 1892), *Cnemidophorus tigris* (Baird et Girard, 1852), *Cnemidophorus inornatus* (Baird et Girard, 1852)

Le vestibule, entouré d'un manchon peu développé de tissu érectile, mène directement à l'extrémité antéroventrale du cavum (fig. 18c). Toutefois, son trajet se complique par la présence d'une expansion née de la marge supérieure de la narine. Le débouché dans le cavum est évasé. La chambre principale se montre très spacieuse. La conque, volumineuse, est d'abord largement implantée sur la face dorsolatérale du cavum (fig. 19a), puis dans l'angle ventrolatéral où l'attache se pédiculise. Elle fait alors saillie dans la lumière de la chambre. Dans son tiers postérieur, une seconde languette de tissu la relie à la marge médiale du sillon choanal, délimitant une chambre choanale, séparée de la chambre principale (fig. 19b). Ainsi, est réalisé un conduit nasopharyngé presque fermé qui communique avec le reste du cavum par son extrémité antérieure et se poursuit caudalement après la limite postérieure de celui-ci. Les choanes s'ouvrent sous la moitié caudale de la chambre. Les marges en sont proches et le sillon à peine marqué. Le canal lacrymal débouche latéralement dans la chambre inférieure du cavum par un longue rainure qui s'étire jusqu'au niveau de la constitution de la chambre choanale et correspond à l'orifice lacrymal postérieur. L'orifice lacrymal antérieur, plus réduit, se situe au débouché du conduit de l'organe de Jacobson. Ce dernier, relativement développé, a une morphologie classique, en champignon. La glande nasale, étendue, occupe une position extracapsulaire dans sa portion antérieure mais devient ensuite intraconchale (fig. 19a et b). Son centre est occupé par une volumineuse ampoule collectrice (pl. VII B) qui mène rostralement à un canal excréteur rectiligne débouchant à l'extrémité caudale du vestibule, sur sa face latérale.

L'épithélium épidermoïde revêtant le vestibule est plutôt épais (20μ en moyenne). L'épithélium olfactif, étendu, recouvre généralement les deux tiers supérieurs du cavum. Il tapisse d'abord la paroi dorsomédiale, puis gagne latéralement la partie supérieure de la conque et s'étend finalement sur les faces dorsale et médiale de celle-ci. Son épaisseur varie entre 60 et 80 μ. Les glandes de Bowman sont peu fréquentes et petites. Les cellules sensorielles, relativement nombreuses (70 % des cellules environ), ont leurs noyaux étagés sur plusieurs couches. Les noyaux des cellules de soutien (20 % des cellules) paraissent régulièrement alignés. L'épithélium respiratoire garnit seulement la chambre inférieure, choanale. Il comporte des cellules ciliées, des mucocytes et, en nombre plus réduit, des cellules érythrophiles. Ces dernières sont plus abondantes au voisinage de l'épithélium olfactif. A l'extrémité antérieure du cavum, où domine l'épithélium respiratoire, se constituent de nombreuses glandes muqueuses tubulaires. Les cellules de soutien de l'organe de Jacobson sont dépourvues de produit de sécrétion histochimiquement décelable et l'épithélium sensoriel est épais (200 μ en moyenne).

La glande nasale regroupe un grand nombre de tubules séparés par de minces travées conjonctives (pl. VII B). Les segments « striés » occupent le tiers de la glande, mais leur diamètre est réduit (30 à 80 μ), fréquemment inférieur à celui des segments distaux. Bien que la lumière soit assez faible, leur épithélium ne dépasse pas 15 à 20 μ de hauteur. Il est constitué de cellules pyramidales ou prismatiques, à noyau central allongé et à cytoplasme sombre. En microscopie photonique, la striation basale des cellules est peu marquée, de même que les espaces entre deux cellules. Les digitations cellulaires basales rappellent celles observées chez *Acanthodactylus* ou *Lacerta* mais leur extension est moindre. Les cellules basales sont peu nombreuses. Le reste du tubule est revêtu uniquement de cellules séromuqueuses, hautes de 10 à 15 μ, contenant de gros grains de sécrétion érythrophiles, fortement sidérophiles, APS-positifs, riches en protides et dépouvus de mucines acides. Le diamètre du segment distal varie de 40 à 80 μ, sa lumière est large. Le canal collecteur possède un revêtement analogue au segment « strié ». Il forme dans sa région moyenne une dilatation ampullaire dont le diamètre atteint plus de la moitié de celui de la glande. Cependant, l'épithélium reste bas (15 à 17 μ) et la striation est encore moins prononcée que dans le segment précédent. Les cellules sont le plus souvent cubiques et leurs replis membranaires latéraux peu développés. Elles s'allongent à nouveau à l'extrémité proximale de l'ampoule et les cel-

Source : MNHN, Paris

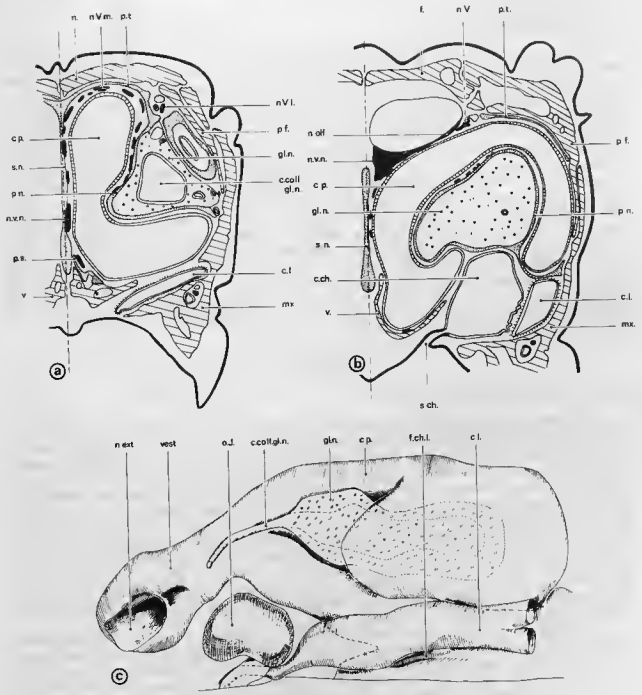


FIGURE 19. — *Cnemidophorus scalaris*. Coupes transversales (a, b). *Ameiva ameiva*. Reconstitution des fosses nasales en vue latérale (c).

Source : MNHN, Paris

lules basales deviennent plus nombreuses au contact du court canal excréteur épidermoïde qui traverse le chorion vestibulaire.

Ameiva ameiva (Linné, 1758).

La disposition des fosses nasales d'*Ameiva ameiva* (fig. 19c et 20a) est comparable à celle de *Cnemidophorus*. Seules s'observent des variations minimes dans l'extension des différentes parties. Ainsi, le cavum se révèle plus allongé chez *Ameiva*. Son extrémité antérieure, menant au vestibule, est plus effilée. L'expansion latérale de la chambre est plus prononcée alors que sa portion médiale s'aplatit latéralement. La glande nasale occupe un volume important mais, comme chez *Cnemidophorus*, la dilatation ampullaire du canal collecteur constitue plus de la moitié de l'organe, si bien que la partie glandulaire proprement dite est réduite. Les cellules du fond des tubes sont pourvues d'un produit de sécrétion non hématoxylinophile mais riche en protides et APS-positif. Certaines, en petit nombre, renfermant en outre des granules alcyanophiles, seraient mucoséreuses et non plus séromuqueuses. Toutefois, leur aspect rappelle celui des cellules glandulaires de *Cnemidophorus*. Les segments « striés », assez nombreux, ont un diamètre plus important mais leur épithélium reste bas (10 à 12 μ seulement). Les cellules « à sels » qui le revêtent sont peu différenciées. Généralement prismatiques, elles possèdent un noyau basal assez volumineux, ovoïde ou sphérique, à chromatine claire hétérogène et un cytoplasme finement granuleux (pl. VII C). Les replis membranaires sont peu développés et la striation peu sensible en microscopie photonique. Les cellules basales se rencontrent rarement. Elles sont plus nombreuses au niveau du canal collecteur, mais l'épaisseur du revêtement n'est guère plus importante. Un tissu conjonctif lâche emballe les tubules. La vascularisation de l'organe reste peu fournie.

SCINCIDAE

Scincus scincus laterimaculatus (Werner, 1914).

Le vestibule, modérément allongé, décrit un L renversé en vue dorsale (fig. 20b). Il est entouré d'un manchon développé de tissu érectile. Il débouche dans le cavum à son extrémité antérieure, au niveau de l'organe de Jacobson (fig. 20c). La chambre principale, spacieuse, est occupée en majeure partie par une conque volumineuse, d'abord fixée à la paroi dorsolatérale (fig. 21b et c), puis cette attache disparaissant, seulement reliée par un fin pédicule ventrolatéral (fig. 21d). Les choanes sont ouvertes sous les trois quarts postérieurs du cavum par une fente étroite et profonde, prolongée rostralement jusqu'à l'organe de Jacobson. La fissure choanale, à peine ébauchée, reçoit latéralement le canal lacrymal (fig. 21b). Chaque choane se poursuit caudalement par une gouttière nasopharyngée qui communique avec la cavité buccale par une fente étroite. L'organe de Jacobson, développé, possède un cornet bien marqué. La glande nasale externe, volumineuse, occupe d'abord une position extracapsulaire, dorsolatérale au cavum (fig. 21b), puis devient intraconchale dans son tiers caudal (fig. 21c et d). Un canal collecteur, de gros diamètre, part de son pôle antérieur (fig. 21a) pour déboucher à l'extrémité du vestibule, dans sa paroi latérale.

L'épithélium vestibulaire, relativement épais (30 μ en moyenne), comporte un *stratum corneum* qui desquame par couches successives. L'épithélium olfactif, trés développé, s'étend sur la majeure partie du cavum dont il tapisse toute la portion supérieure et la paroi antorbitaire. Il revêt aussi la face dorsale de la conque. Assez épais (70 à 90 μ environ), il comporte de nombreuses cellules sensorielles (70 à 75 % des cellules).L'épithélium respiratoire renferme les trois catégories cellulaires habituelles, mais celles-ci sont inégalement réparties. Les rares cellules érythrophiles sont exclusivement localisées au voisinage de l'épithélium olfactif. Ailleurs, cellules ciliées et mucocytes alternent, sauf dans la fente choanale où les premières dominent nettement. Les cellules de soutien de l'épithélium voméronasal dorsal, épais (150 à 170 μ), sécrétent de fins granules apicaux, APS-positifs et riches en protides. Le tissu conjonctif emballant les tubules de la glande nasale se limite au réseau capillaire particulièrement fourni autour des segments « striés » (pl. VIII A). Dans leur partie profonde, les tubes, d'un diamètre de 30 à

Source : MNHN, Paris

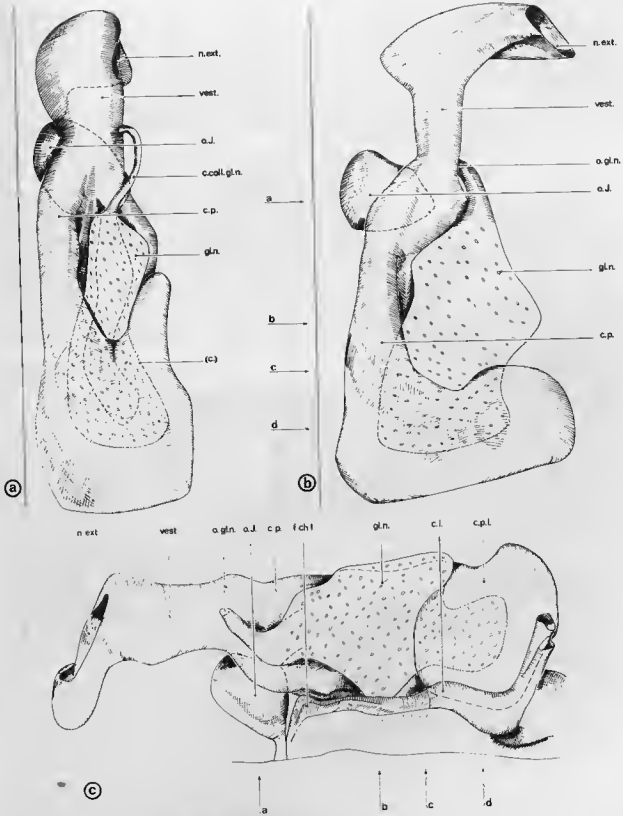


FIGURE 20. — *Ameiva ameiva*. Reconstitution des fosses nasales en vue dorsale (a). *Scincus scincus*. Reconstitution des fosses nasales en vue dorsale (b) et en vue latérale (c).

Source : MNHN, Paris

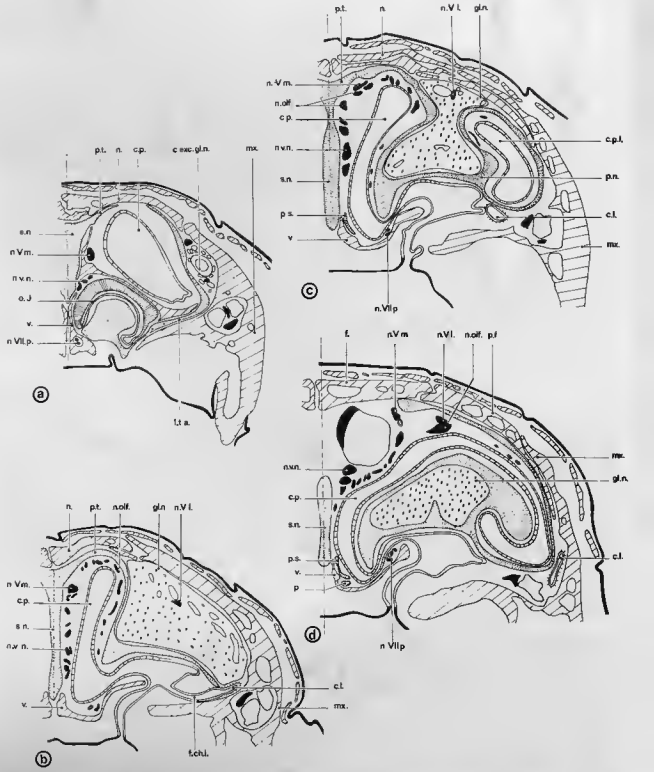


FIGURE 21. — *Scincus scincus*. Coupes transversales des structures nasales.

Source : MNHN, Paris

60 μ, sont tapissés par deux catégories cellulaires (pl. VIII C). Ils renferment d'une part de grandes cellules séromuqueuses à noyaux basaux, ovoïdes et riches en chromatine. Leur cytoplasme présente un aspect réticulé, les travées enserrant un produit de sécrétion très labile. Lorsqu'il est préservé par les techniques histologiques, ce produit APS-positif, riche en protides contient une faible quantité de mucines. D'autre part, les tubules comportent des cellules comprimées par les précédentes, à noyau allongé, rejeté apicalement (pl. VIII C). Leur cytoplasme apical, plutôt dense, renferme des mitochondries éparses. Elles paraissent dépourvues de tout produit de sécrétion figuré. Peu nombreuses et très étroites au fond des tubes, elles deviennent ensuite plus fréquentes et revêtent une forme conique. La transition vers la partie orale, « striée », des tubes est rapide. Les cellules « sombres » alternent plus régulièrement avec les éléments séromuqueux et deviennent plus larges et prismatiques. Elles sont riches en mitochondries. Le diamètre augmente (60 à 100 μ) mais, dans la partie proximale, la lumière reste réduite. Le tube comporte ensuite des cellules « à sels » typiques, « claires » et « sombres », à noyau et cytoplasme finement granuleux, de densité variable (pl. VIII B), comparables à celles décrites chez *Uromastix acanthinurus*. Ces cellules présentent des replis membranaires latéraux développés et comportent de nombreuses expansions cytoplasmiques basales (pl. VIII B). Les cellules basales sont plus fréquentes. Le canal collecteur possède un revêtement similaire, haut de 40 à 60 μ. Son diamètre est très grand (300 μ) mais va en diminuant au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'orifice excréteur. La spécialisation des cellules « à sels » y est alors plus poussée et les espaces intercellulaires plus nets, mais les deux types de cellules « à sels » sont visibles. De nombreux capillaires, le côtoyant sur toute sa longueur, viennent indenter la base du tube. Le revêtement ne devient épidermoïde qu'au voisinage immédiat du conduit vestibulaire.

Tiliqua rugosa (Gray, 1845).

Le vestibule est particulièrement court. Son chorion s'épaissit cependant, sur la face médiale, en un tissu érectile caractéristique. Il mène directement à un cavum de grande taille, dont la partie rostrale s'avance au-dessous de l'organe de Jacobson. La conque, volumineuse et saillante, occupe la majeure partie du cavum. Son attache antérieure, dorsolatérale, devient progressivement ventrolatérale comme chez *Scincus scincus*. Les choanes, étroites et rapprochées l'une de l'autre, s'ouvrent au niveau du quart antérieur du cavum, puis convergent vers l'arrière. Elles se continuent par un conduit nasopharyngé impair et médian. Rostralement, la fente choanale est prolongée par une profonde gouttière jusqu'à l'orifice de l'organe de Jacobson. Le canal lacrymal débouche sur la face latérale de la fente choanale, près de son extrémité rostrale. La glande nasale externe, volumineuse, est en grande partie intraconchale. Seule, sa partie rostrale s'allonge sur la face dorsolatérale de la capsule nasale. Le canal excréteur, à court trajet extraglandulaire, débouche à l'extrémité postérieure du vestibule, sur sa face latérale.

Le vestibule est recouvert par un épithélium fortement kératinisé. L'épithélium olfactif tapisse les deux tiers dorsomédiaux de la partie rostrale du cavum, puis tout l'étage supérieur dans la zone où la conque s'individualise. L'étage inférieur, spacieux, est recouvert par l'épithélium respiratoire où dominent les mucocytes. Dans la fente choanale les cellules ciliées forment, au contraire, la majeure partie du revêtement épithélial. Dans leur partie borgne, les tubules de la glande nasale ont un diamètre moyen de 30 μ. Ils s'élargissent progressivement jusqu'au canal excréteur, leur diamètre pouvant atteindre 200 μ au débouché des collecteurs principaux. Toutefois, cet agrandissement s'accompagne d'un élargissement de la lumière, tandis que la hauteur de l'épithélium varie peu (10-15 μ au fond des tubes à 25-30 μ dans le canal collecteur). Dans la partie distale des tubes, l'épithélium est constitué par deux catégories cellulaires assez régulièrement alternées (SAINT GIRONS et al., 1977). La première est représentée par de grandes cellules mucoséreuses ovoïdes, à noyau basal, riche en chromatine et de contour irrégulier. La zone infranucléaire est occupée par un empilement de saccules ergastoplasmiques et d'ensembles golgiens. La région supranucléaire contient des grains de sécrétion de grande taille, fortement APS-positifs, alcyanophiles, renfermant une petite quantité de protides. La deuxième catégorie cellulaire est constituée par des éléments coniques, comprimés entre les précédents, à noyau allongé et clair, rejeté au pôle apical. Le cytoplasme est dépourvu de produit de sécrétion figuré. Les cellules basales, de petite taille, sont peu nombreuses. Les membranes plasmiques montrent peu de replis laté-

Source : MNHN, Paris

raux ou basaux (SAINT GIRONS et al, 1977). Dans la partie moyenne des tubes, les cellules coniques, moins comprimées, deviennent prismatiques tandis que leurs noyaux s'alignent plus régulièrement à mi-hauteur des corps cellulaires. Leur nombre relatif augmente sensiblement et elles acquièrent les caractères des cellules « à sels ». Elles développent entre elles ou avec les éléments mucoséreux des interdigitations membranaires latérales. Leur partie basale est subdivisée par les prolongements cytoplasmiques des cellules voisines, conférant au tubule l'aspect « strié » (pl. VII F). Les mitochondries, d'assez grande taille, à matrice dense, deviennent abondantes. La différenciation membranaire semble achevée dans cette portion moyenne des tubes car les éléments « striés » de l'arbre collecteur ne témoignent d'aucune spécialisation supérieure, bien qu'ils dominent plus nettement sur les éléments mucoséreux (pl. VII E). Leur aspect diffère peu en microscopie électronique : ils paraissent plutôt de type « clair ». Les cellules basales sont plus fréquentes mais ne forment pas une couche régulière. Dans l'ensemble de la glande, les cellules « à sels » semblent deux fois plus nombreuses que les cellules glandulaires classiques mais n'occupent que le tiers du volume épithélial du fait de leur petite taille. Le revêtement du canal excréteur ne se modifie qu'à proximité de son débouché dans le vestibule, où il devient épidermoïde. Le tissu conjonctif lâche renferme de nombreux capillaires, mais ceux-ci sont rarement accolés aux canaux collecteurs.

GEKKONIDAE

Stenodactylus petriei (Anderson, 1896).

Le conduit vestibulaire, relativement spacieux, est entouré d'un anneau moyennement épais de tissu érectile. Allongé, il présente un parcours rectiligne après l'unique courbure menant à la narine (fig. 22a). Il entre en contact ventralement avec le cavum, au niveau du tiers antérieur de ce dernier. Le cavum s'étend d'abord horizontalement, puis se développe une chambre supérolatérale (fig. 22c) qui débouche largement, vers l'arrière, dans la chambre principale. La cavité olfactive est alors particulièrement vaste et incomplètement divisée par une conque proéminente mais aplatie (fig. 23a). Les choanes, nettement séparées, s'ouvrent sous les deux tiers postérieurs du cavum, dès le niveau de la communication vestibule-chambre principale et se prolongent caudalement par deux gouttières largement ouvertes sur le plafond buccal, mais vite confondues médialement. Vers l'avant, un étroit sillon les relie à l'orifice de l'organe de Jacobson. Celui-ci est approfondi par la fissure choanale latérale qui rejoint rostralement la face caudale de l'organe voméronasal. Le canal lacrymal côtoie la fissure choanale sur une grande partie de son trajet mais ne communique avec elle qu'à proximité de l'organe de Jacobson, d'abord latéralement, puis médialement, par deux petites rainures. La glande nasale externe, de taille moyenne, s'allonge sur la face latérale du vestibule, en position extracapsulaire (fig. 22b). Comprise entre le vestibule, la chambre principale et la chambre latérale, elle s'épaissit ensuite et s'engage dans la conque (fig. 22c). Toutefois, cette partie intraconchale reste réduite du fait de l'aplatissement rapide de la lame. Le canal excréteur se dégage du quart caudal de la glande, sur sa face médiale. Il débouche dans le plancher vestibulaire, immédiatement avant la communication avec le cavum (fig. 22c).

L'épithélium épidermoïde du vestibule est mince (5 à 8 μ seulement) ; le *stratum spinosum* paraît mal différencié et le processus de kératinisation à peine amorcé. L'épithélium olfactif revêt la portion dorsomédiale du cavum ainsi que la face supérieure de la conque. Toutefois, dans le quart antérieur du cavum, il se limite à l'angle médial, si bien que l'épithélium respiratoire prévaut alors. Les mucocytes dominent sur la face inférieure de la conque et dans la région latéroventrale du cavum. Inversement, les cellules érythrophiles sont plus abondantes sur le plancher du cavum et au voisinage de l'épithélium olfactif. Les marges des choanes sont ainsi revêtues médialement de cellules érythrophiles et de cellules ciliées, latéralement de mucocytes et de cellules ciliées. Ces dernières, régulièrement réparties entre les éléments précédents, représentent environ la moitié du total des éléments. L'épithélium olfactif, d'épaisseur variable selon les régions, mais n'excédant pas 80 μ, comporte cependant un grand nombre de cellules sensorielles (80 % environ). Leur pourcentage est comparable dans l'épithélium voméronasal, plus épais (150 μ).

Source : MNHN, Paris

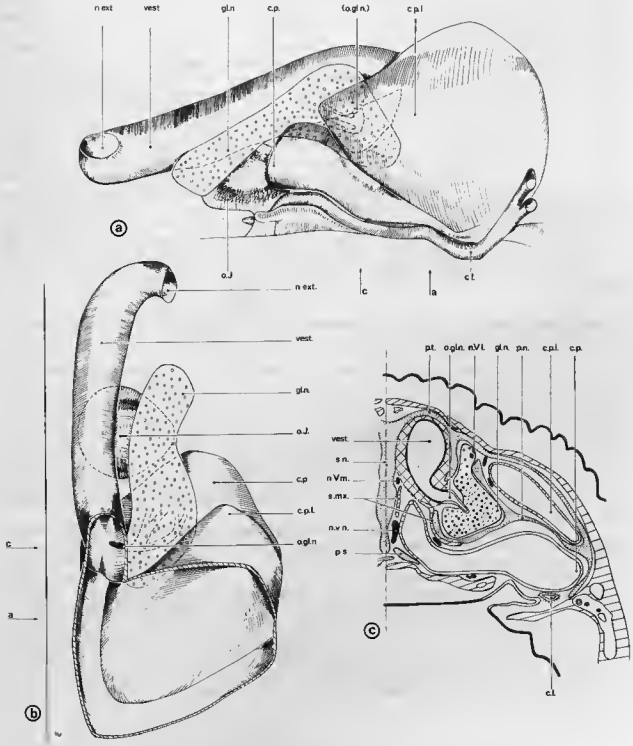


FIGURE 22. — *Stenodactylus petriei*. Reconstitution des fosses nasales (a) vue latérale, (b) vue dorsale et coupe transversale (c).

Source : MNHN, Paris

La glande nasale paraît moyennement développée, mais le tissu conjonctif occupe un volume important. Il renferme de nombreux capillaires mais ceux-ci ne côtoient pas intimement les tubules. Ces derniers, d'un diamètre relativement grand dès leur extrémité borgne (40 à 70 μ) et à lumière réduite, sont revêtus principalement de cellules prismatiques, hautes et renflées, à noyaux basaux, renfermant une sécrétion amorphe, cyanophile mais faiblement APS-positive, parsemée de granules APS-positifs et donnant les réactions des protides. C'est là un type particulier de sécrétion où des mucines acides coexistent avec une quantité appréciable de protides, en l'absence probable de mucoprotéines. Comprimées par ces éléments, existent de place en place des cellules étroites possédant un noyau allongé, souvent en position apicale, et fréquemment dépourvues de produit de sécrétion. Lorsqu'elle existe, sous forme de fins granules apicaux, la sécrétion est de type mucoséreux, mais avec une teneur plus faible en mucines et plus élevée en protides. Les cellules basales sont rares dans cette portion tubulaire. La transition rapide avec le canal collecteur est marquée par une légère diminution du diamètre tubulaire. Dans l'arbre collecteur, la lumière est large et l'épithélium bas (15 à 20 μ d'épaisseur), constitué de cellules prismatiques à noyaux ovoïdes, disposés à différents niveaux des corps cellulaires. Certaines de ces cellules présentent un produit de sécrétion granulaire, peu abondant, localisé au pôle apical. Elles correspondent donc aux cellules mucoséreuses précédentes. D'autres sont dépourvues de sécrétion. Les replis membranaires latéraux sont peu prononcés en microscopie électronique. Le diamètre du canal excréteur croît rapidement de 70 à 110 μ, mais le revêtement reste bas, bien qu'il prenne un aspect pseudostratifié. Le nombre de cellules basales augmente progressivement et les cellules mucoséreuses semblent plus abondantes qu'au niveau du canal collecteur. Enfin, au voisinage du vestibule, le revêtement devient épidermoïde.

Tropiocolotes tripolitanus (Peters, 1880), *Tarentola neglecta* (Strauch, 1862), *Tarentola mauritanica* (Linné, 1758), *Ptyodactylus hasselquisti oudrii* (Lataste, 1880).

La morphologie des fosses nasales étant très comparable, chez ces autres espèces sahariennes (fig. 23b à d, 24 et 25a), à celle décrite chez *Stenodactylus petrieI*, en particulier même allongement du vestibule et même situation de la glande nasale externe, nous ne ferons que relever les points de divergence. Chez *Tropiocolotes* et *Tarentola*, les choanes, plus largement ouvertes sur le plafond buccal, ont des marges latérales plus développées, soutenues par l'ectochoanal. Elles tendent à constituer une vaste chambre choanale impaire, les marges médiales étant confondues. A l'inverse, chez *Ptyodactylus*, les choanes, nettement espacées, ont une ouverture réduite rappelant celle de *Stenodactylus*, tandis que les gouttières nasopharyngées, aplaties, ne sont bien marquées qu'après la fermeture des choanes. Chez cette espèce, le cavum, comprimé dorsoventralement et plus étendu latéralement (fig. 24c), suit l'aplatissement général de la tête.

La glande nasale montre une extension et une organisation constantes chez les espèces étudiées. Les segments « striés » ne constituent toujours qu'une faible portion de la glande garnie en majeure partie d'éléments mucoïdes. L'acidité des mucines des cellules mucoséreuses du fond des tubes est variable ; elle est plus forte chez *Stenodactylus* et *Tropiocolotes* que chez *Ptyodactylus* et *Tarentola*. Chez *Ptyodactylus* et *Tropiocolotes*, les cellules revêtant l'arbre collecteur sont dépourvues de produit de sécrétion et montrent un plus grand polymorphisme que chez les autres espèces (pl. VIII D). Elles possèdent un cytoplasme tantôt clair, tantôt sombre, rappelant les cellules « à sels ». Cependant, les espaces intercellulaires restent relativement simples et les interdigitations membranaires latérales peu développées. Ce revêtement, souvent pseudostratifié, tapisse aussi le court canal excréteur et ne devient épidermoïde qu'à la traversée du chorion vestibulaire. Enfin, chez *Tarentola*, les cellules mucoséreuses qui garnissent le canal excréteur s'étendent peu dans l'arbre collecteur (pl. VIII F).

Source : MNHN, Paris

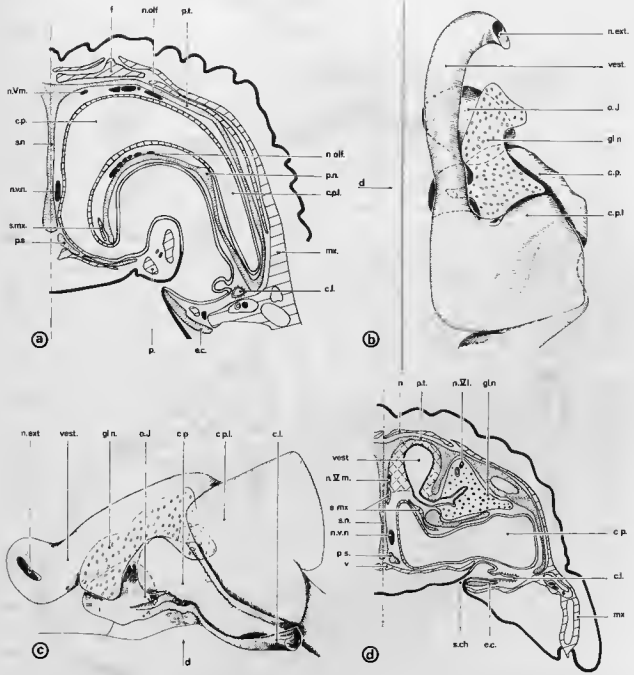


FIGURE 23. — *Stenodactylus petriei*. Coupe transversale (a). *Tropiocolotes tripolitanus*. Reconstitution des fosses nasales (b) vue dorsale, (c) vue latérale et coupe transversale (d).

Source : MNHN, Paris

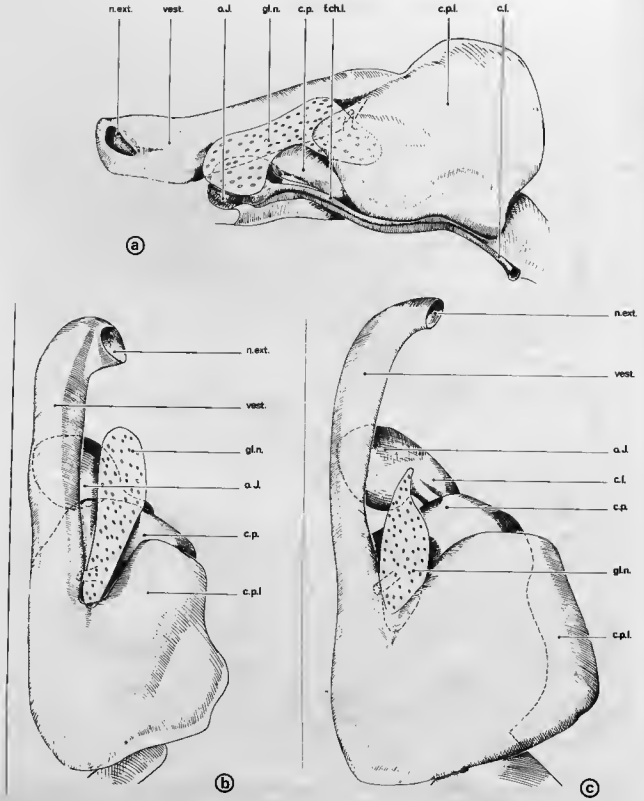


FIGURE 24. — *Tarenioia mauritanica*. Reconstitution des fosses nasales en vue latérale (a) et en vue dorsale (b). *Ptyodactylus hasselquisti*. Reconstitution des fosses nasales en vue dorsale (c).

Source : MNHN, Paris

VARANIDAE

Varanus griseus (Daudin, 1803).

En raison de l'allongement du museau, les narines sont situées latéralement et à un niveau très postérieur. Elles s'ouvrent dans un vestibule spacieux, entouré d'un manchon développé de tissu érectile, surtout dans sa portion caudale. Le conduit vestibulaire, très long, se dirige rostralement, puis se recourbe et continue longitudinalement, revenant au niveau de la narine pour déboucher à l'extrémité rostrodorsale du cavum (fig. 25b et 26a). Ce dernier est haut et étroit car il est occupé par une conque volumineuse, attachée dorsalement (fig. 26d), qui le divise incomplètement en deux chambres, médiale et latérale, communiquant au niveau de la chambre antorbitaire. Sa partie rostrale forme un cul-de-sac qui s'étend sous le conduit vestibulaire (fig. 26b et c). Les choanes s'ouvrent largement sous la chambre latérale. Elles sont situées sous la majeure partie du cavum et se prolongent rostralement par un court sillon choanal. Les deux conduits lacrymaux ne se réunissent pas avant d'aborder la capsule nasale comme chez les autres Lézards (fig. 26d). Le canal dorsal, court et renflé, débouche à l'angle ventrolatéral du cavum, au-dessus de l'ouverture des choanes, tandis que le canal ventral, de diamètre réduit, contourne l'extrémité antérieure du cavum et dépasse le conduit de l'organe de Jacobson dans lequel il s'ouvre médialement. Il communique aussi avec le canal lacrymal dorsal par un orifice étroit, à proximité de son embouchure. L'organe de Jacobson est de grande taille et d'une morphologie classique. La glande nasale, développée, est en grande partie extraconchale. Sa partie moyenne s'immisce entre la chambre médiale et la chambre latérale (fig. 26d). Elle ne devient intraconchale que dans sa partie postérieure, rattachée uniquement par un mince pédicule ventrolatéral. Sa partie rostrale s'étend sur la face externe de la chambre médiale jusqu'au niveau du vestibule où elle débouche, dans son angle ventrolatéral, par un court canal excréteur (fig. 26c).

L'épithélium épidermoïde, épais (15 à 20 μ), qui revêt le vestibule présente un *stratum corneum*. L'épithélium olfactif tapisse la majeure partie de la chambre médiale et la partie haute de la chambre latérale se poursuit sur la paroi dorsomédiale de l'espace antorbitaire. Il comporte de nombreuses glandes de Bowman. Son épaisseur ne dépasse pas 80 μ et il ne renferme qu'un petit nombre de cellules sensorielles (50 % des cellules). Dans l'épithélium respiratoire qui tapisse la partie basse du cavum, les cellules érythrophiles ne sont abondantes qu'au voisinage de l'épithélium olfactif. Les cellules ciliées deviennent plus nombreuses sur les marges de la fente choanale. L'organe de Jacobson est développé. L'épithélium sensoriel en tapisse le plafond, mais aussi une partie du canal spiral et la base du cornet de l'organe.

La glande nasale externe regroupe un grand nombre de tubules occupant presque tout son volume. L'épithélium de revêtement de la partie distale des tubes glandulaires est constitué par deux catégories cellulaires généralement alternées (pl. IX A). La première est représentée par des cellules mucoséreuses renflées. Leurs noyaux, sphériques, à chromatine dense, sont situés au pôle basal alors que leurs régions supranucléaires renferment de grosses granulations sphériques, d'affinité variable, mais généralement cyanophiles, APS-positives, contenant une quantité appréciable de protides. La seconde catégorie correspond à des cellules étroites, coniques, plus petites que les précédentes et souvent coincées entre elles. Leur noyau ovoïde est central ou apical et leur cytoplasme dépourvu le plus souvent de produit de sécrétion histochimiquement décelable. Lorsqu'il existe, celui-ci n'est visible qu'en microscopie électronique, sous forme de fins granules denses (pl. IX A). Le cytoplasme ne contient que de rares mitochondries. Les replis membranaires latéraux sont peu fréquents, de même que les cellules basales. Le diamètre du segment distal varie de 25 à 40 μ, il augmente dans le segment « strié » qui lui fait suite (40 à 75 μ). La lumière du tubule est toujours réduite. Dans une courte zone de transition, les cellules mucoséreuses se raréfient et leur taille diminue alors que les cellules intermédiaires prennent les caractères de cellules « à sels ». Celles-ci tapissent le reste des tubes, y compris l'arbre collecteur et le canal excréteur. Les deux types, « clair » et « sombre », s'y reconnaissent en microscopie électronique mais les aspects sont loin d'être aussi tranchés que chez *Uromastix acanthinurus*, si bien qu'en micros-

Source : MNHN, Paris

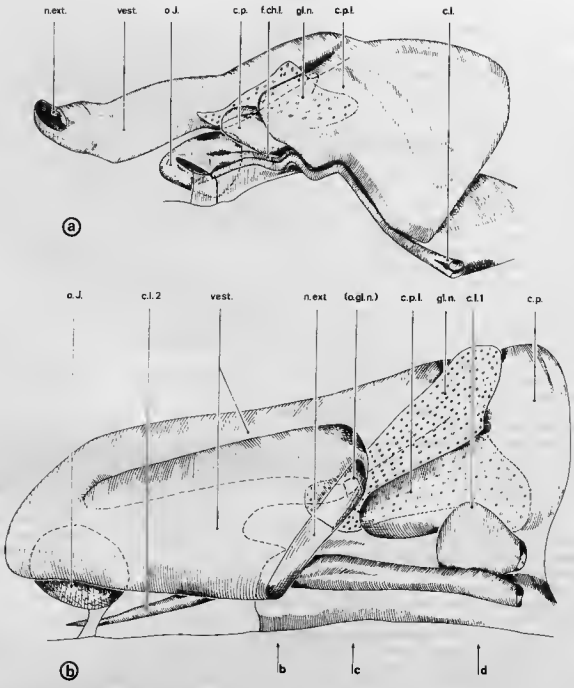


FIGURE 25. — *Piyodactylus hasselquisti*. Reconstitution des fosses nasales en vue latérale (a). *Varanus griseus*. Reconstitution des fosses nasales en vue latérale (b).

Source MNHN, Paris

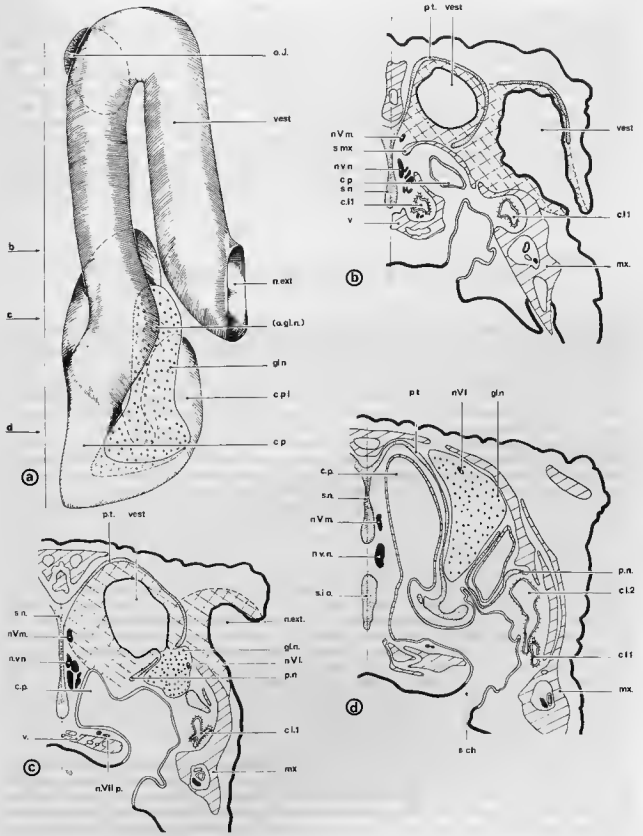


FIGURE 26. — *Varanus griseus*. Reconstitution des fosses nasales en vue dorsale (a) et coupes transversales (b, c, d).

Source : MNHN, Paris

copie photonique les cellules apparaissent toutes « moyennement » denses. Leur volume est souvent comparable. Prismatiques sur les coupes longitudinales du tubule et triangulaires sur les coupes transversales, elles renferment un noyau central ovoïde, à chromatine fine, et de nombreuses mitochondries de petite taille, à matrice dense. Les replis membranaires latéraux sont fournis et développés, de même que les digitations basales, longues et flexueuses (pl. IX B). Ces dernières confèrent aux cellules un aspect « strié » très net en microscopie photonique. Les cellules basales sont présentes mais en petit nombre. Au niveau du canal collecteur, le diamètre tubulaire croît considérablement (80 à 300 μ) mais la lumière s'élargit aussi. Cependant, l'épaisseur de l'épithélium augmente (30 à 40 μ en moyenne). Les cellules « à sels » sont plus étroites et plus hautes (pl. IX B) et les cellules basales, plus abondantes, forment une couche presque régulière qui donne au revêtement une allure bistratifiée rappelant celle observée chez *Dipsosaurus dorsalis*. Les replis membranaires, tant basaux que latéraux, y sont particulièrement accusés. Le volume relatif des segments « striés » représente ainsi les trois quarts du volume total des tubes glandulaires (pl. VIII E).

HISTO- ET CYTO-ENZYMOLOGIE DE LA GLANDE « À SELS »

L'analyse enzymologique est basée sur la description des espèces végétariennes *Uromastix acanthinurus*, *Sauromalus obesus* et *Dipsosaurus dorsalis*, munies d'une glande « à sels » profondément spécialisée.

L'activité phosphatasique acide est modérée. La réaction se limite à quelques précipités épars dans le cytoplasme des cellules principales, traduisant vraisemblablement une activité lysosomiale. L'activité phosphatasique alcaline, quoique très forte, est localisée aux artères et artérioles cheminant dans le chorion glandulaire.

L'activité succino-déshydrogénasique, intense dans les segments moyens et proximaux (pl. IX D), est limitée dans les segments distaux aux cellules à bordure villositaire. Le cytoplasme des cellules principales est totalement coloré par la réaction, à l'exception de la zone nucléaire, et les espaces intercellulaires sont nets. La réaction à la cytochrome-oxydase fournit des images comparables.

L'activité ATPasique mitochondriale est soutenue dans les tubules sécréteurs proximaux et moyens, de même que dans les cellules à bordure villositaire (pl. IX C). A l'inverse, l'ATPase non mitochondriale (ATPase-Mg) est abondante dans les cellules distales alors que les cellules principales n'en contiennent qu'une faible quantité. Cette activité, insensible à l'ouabaïne (10 mM), semble liée tant aux cellules à bordure villositaire qu'aux cellules mucoïdes. La paroi endothéliale des capillaires, notamment ceux côtoyant la portion tubulaire proximale, réagit aussi fortement à l'ATPase-Mg. L'activité de l'ATPase-Na-K se limite aux cellules principales et aux cellules à bordure villositaire. Les dépôts spécifiques se localisent sur le versant cytoplasmique des replis latéraux des cellules principales. Dans les cellules à bordure villositaire, le produit de réaction est lié aux expansions se projetant dans la lumière du tubule. La réaction à l'isocitrate-déshydrogénase est plus forte dans la moitié apicale des cellules principales (pl. IX E). L'activité glucose-6-P-déshydrogénasique, particulièrement intense, fournit des images identiques à celles obtenues lors de la réaction à la succino-déshydrogénase.

La réaction au NADPH paraît plus forte dans les cellules de l'extrémité distale et plus faible dans les segments intermédiaire et proximal. Le pôle apical des cellules se colore plus fortement, fournissant une image semblable à celle observée avec l'isocitrate-déshydrogénase. La réaction au NADH, quoique moins soutenue, donne des résultats comparables.

L'analyse enzymologique révèle, chez les espèces végétariennes déserticoles, la richesse particulière du parenchyme glandulaire en déshydrogénases spécifiques et en enzymes de transfert, laquelle concorde avec l'importance de l'équipement mitochondrial des cellules « à sels », principales ou à bordure villositaire. Elle traduit le développement intense du potentiel d'oxydoréduction des métabolites cellulaires tant au niveau du cycle succinique qu'au niveau de la chaîne respiratoire (LEMIRE et al.,

Source : MNHN, Paris

1972). A l'inverse, ces cellules renferment peu de monoamine-oxydases, de transglycosidases ou d'hydrolases, décelées uniquement dans les cellules glandulaires classiques. Les images obtenues chez *Varanus griseus* sont comparables mais aucune variation importante n'est décelable dans la réactivité des segments « striés ». Chez *Agama bibroni* et *A. agama*, l'étude histo-enzymologique révèle l'importance numérique des cellules à haute teneur mitochondriale, fortement colorées par la technique de WACHSTEIN et MEISEL et séparées par des éléments réagissant faiblement, correspondant aux cellules glandulaires classiques. Par contre, la diminution sensible du potentiel oxydoréducteur, chez *Agama mutabilis*, traduit la moindre importance de l'équipement mitochondrial chez cette espèce.

Lorsque les cellules « à sels » atteignent un certain stade de différenciation, leurs niveaux d'activité enzymatique semblent similaires, quelle que soit l'espèce considérée. Seules, des techniques biochimiques permettraient de confirmer ce fait. Néanmoins, une activité Na-K ATPasique, liée classiquement au transport ionique actif, est décelée dans diverses glandes nasales porteuses de segments « striés ». Or de telles glandes diffèrent profondément dans leur fonctionnement.

MODIFICATIONS DE LA GLANDE « À SELS » APRÈS SURCHARGES EXPÉRIMENTALES

Les nombreuses expériences effectuées chez les Oiseaux marins ont mis en évidence un processus d'adaptation à court terme de la glande nasale, processus réversible, incluant à la fois des changements structuraux, biochimiques et physiologiques. Ces modifications apparaissent lorsque l'on compare les glandes « à sels » d'animaux vivant dans des milieux de salinités différentes, mais également en transférant des individus dans un milieu hypertonique. Elles accompagnent l'accroissement de la capacité excrétrice de la glande « à sels » (voir PEAKER et LINZELL, 1975).

Nous avons sacrifié quelques individus soumis à des stimulations ioniques répétées afin d'observer les modifications morphologiques en liaison avec l'accroissement du taux d'excrétion extrarénale qui intervient après surcharge. Deux groupes de six *Uromastix acanthinurus* adultes ont ainsi reçu quotidiennement 1 ml d'une solution 1 M (1 mmol/100 P.C), l'un de KCl, l'autre de NaCl. Chaque individu est gardé isolément afin de mesurer son taux d'excrétion nasale. Six individus « témoins » ont été injectés durant la même période avec 1 ml d'eau physiologique/100 g P.C. Les animaux ont été sacrifiés 24 heures après la sixième injection et leurs glandes nasales préparées, soit pour l'étude histochimique, soit pour l'analyse cytologique. Enfin, quatre *Uromastix acanthinurus* ont été soumis à une surcharge aqueuse (injection journalière de 5 ml d'eau distillée/100 g P.C.) pendant une semaine et leurs glandes étudiées de la même manière.

Les surcharges salines entraînent chez *Uromastix acanthinurus* un accroissement de la taille des cellules, plus net après les injections de KCl et surtout sensible au niveau tubulaire moyen. La seule différence décelable dans l'activité histo-enzymologique de la glande est l'augmentation de la teneur en SDH et en ATPase des cellules principales du niveau proximal, alors que la réaction glycoprotéique paraît plus faible dans les cellules glandulaires classiques distales. Les modifications sont plus sensibles au niveau ultrastructural mais elles intéressent plus l'apparence générale des cellules principales que leur constitution primitive.

Après les surcharges en KCl, l'opposition entre cellules « claires » et cellules « sombres » est manifeste (pl. X A, B). Elle s'observe au niveau tubulaire moyen, comme chez les témoins, mais elle s'étend également au niveau proximal. Les prolongements cytoplasmiques basaux, plus nombreux, confèrent au tiers basal de l'épithélium un aspect plus complexe chez les individus surchargés. A côté des cellules de remplacement, normalement présentes et souvent en voie de différenciation, s'observent d'assez nombreuses cellules basales à cytoplasme très basophile (pl. X B) envahi par des amas de glycogène. Leur aspect contraste fort avec celui des cellules de remplacement voisines et rappelle, au contraire, celui des cellules « sombres » étroites, visibles de place en place. De même, après surcharge, les cellules principales renferment de nombreux ribosomes et granules denses. L'équipement mitochondrial est abondant mais son accroissement est difficile à estimer. La dilatation extrême des espaces intercellu-

Source : MNHN, Paris

laires va de pair avec l'aspect étriqué des cellules sombres et les replis membranaires latéraux paraissent plus allongés. Au niveau tubulaire distal, ces derniers sont peu nombreux mais les espaces intercellulaires sont également dilatés.

Après les surcharges en NaCl, les cellules principales présentent un aspect plus uniforme, tant au niveau tubulaire moyen que proximal (pl. X E, F), rappelant les images observées chez *Varanus griseus*. Les espaces intercellulaires sont réduits mais les replis membranaires latéraux nombreux. Comme précédemment, à côté des cellules basales de remplacement, s'observent des cellules basophiles, plus fréquentes au niveau proximal (pl. X E).

Après les surcharges aqueuses, les cellules « sombres » se singularisent par leur allure étriquée (pl. X C, D). Leur cytoplasme est très dense et les replis membranaires qui hérissent leurs parois latérales leur confèrent un aspect polydendritique. Les espaces intercellulaires sont particulièrement réduits. Au niveau tubulaire moyen, les différences semblent moins accusées ; au niveau distal, elles ne sont pas sensibles.

L'effet des surcharges salines se révèle donc limité chez les Lézards terrestres végétariens, bien que celles-ci occasionnent une augmentation très nette des taux d'élimination électrolytique. Comme l'a montré BARNITT (1972) chez *Sauromalus obesus*, la glande ne subit aucune augmentation significative de poids. L'accroissement de la taille des tubules sécréteurs paraît plus sensible chez *Sauromalus obesus* que chez *Uromatix acanthinurus*. Il est surtout marqué aux niveaux tubulaires, proximal et moyen, après les surcharges en KCl. Il résulte d'une hypertrophie des cellules principales, mais celle-ci est difficile à évaluer. L'accroissement de la taille des tubules s'accompagne vraisemblablement d'une extension de la surface membranaire absorbante et d'une augmentation du nombre des mitochondries concordant avec celle de l'activité succino-déshydrogénasique et Mg-ATPasique. Par contre, une hyperplasie cellulaire ne paraît pas devoir intervenir.

La situation diffère considérablement de celle de la glande « à sels » des Oiseaux marins chez lesquels les relations structure-fonction ont suscité de nombreux travaux (ZAKS et SOKOLOVA, 1961, STAALAND, 1967). Les changements concernent en premier lieu une augmentation du poids de la glande, due à la synthèse de matériel constitutif. Le contenu de la glande en ARN et en ADN croît en relation avec une hyperplasie et une hypertrophie des cellules principales (HOLMES et STEWART, 1968). Les observations de ELLIS et al. (1963), puis de ERNST et ELLIS (1969) ont permis de définir des stades de spécialisation cellulaire croissante en direction centripète. L'activité histochimique de la glande est également modifiée, notamment les taux d'ATPase-Mg et d'ATPase-Na-K qui augmentent significativement, mais de façon différente (ERNST et al., 1967). L'accroissement de l'activité Mg-ATPasique correspond à l'augmentation numérique des mitochondries et n'est probablement pas concernée directement dans le transport ionique. En revanche, celle de l'ATPase-Na-K est liée à la pleine différenciation cellulaire et étroitement corrélée avec la capacité excrétrice (ERNST et ELLIS, 1969).

EMBRYOGÉNÈSE DE LA GLANDE « À SELS »

Chez les Lézards, si l'on connaît bien l'embryogénèse des fosses nasales et de la capsule cartilagineuse, grâce aux travaux de DE BEER (1930, 1937), MALAN (1946), PRATT (1948), BELLAIRS et BOYD (1950), PARSONS (1959), EL TOUBI et KAMAL (1959, 1961), KAMAL (1965, 1969), KAMAL et ABDEEN (1972), KAMAL et ZADA (1973), le développement de la glande nasale externe et surtout l'apparition de sa fonction saline sont rarement envisagés.

Ayant capturé de jeunes *Uromastix acanthinurus* dès leur sortie du terrier de reproduction, nous avons constaté que la glande nasale externe était en tout point comparable à celle de l'adulte. En particulier, les segments « striés » y ont atteint leur pleine différenciation cytologique et les deux types de cellules principales sont discernables. La spécialisation fonctionnelle apparaît donc très tôt. Une surcharge saline pratiquée sur ces nouveau-nés confirme que la glande « à sels » peut intervenir efficacement dans l'osmorégulation.

Source : MNHN, Paris

Nécessitant un élevage reproducteur, l'analyse du développement embryonnaire n'a pas été effectuée chez *Uromastix acanthinurus* mais chez une espèce de nos régions, *Lacerta vivipara*. L'existence de tables de développement (DUFAURE et HUBERT, 1961) chez cette espèce permet de situer la chronologie du développement de la glande. Malheureusement, les segments « striés » sont réduits chez ce Lézard de biotope humide. La différenciation de ces éléments a donc été suivie, dans les derniers stades, chez *Lacerta lepida* et *L. viridis*, à segments « striés » plus développés.

Après l'invagination de la placode olfactive qui amène la constitution de la poche nasale primitive, la division rapide des cellules entraîne la formation d'une seconde excroissance, ventromédiale, l'organe de Jacobson. Contrairement à ce qui a été suggéré par certains auteurs pour lesquels l'invagination de la conque était produite par le développement de la glande nasale externe, la formation de la conque précède l'apparition de la glande (pl. XI A). Elle résulte essentiellement de la formation du récessus latéral. A ce stade, le développement de la capsule nasale est avancé dans sa partie rostrale : la cupule antérieure, le septum nasal et l'ébauche du pariétotectal sont chondrifiés. Par contre, l'extension postérieure du pariétotectal, le paranasal et la *lamina transversalis anterior* se présentent seulement sous forme de blastèmes précartilagineux. Le conduit nasal antérieur est obturé par des cellules isodiamétriques (stade 34 *L. viv.*).

L'étape suivante (stade 36 *L. viv.*) est marquée par la constitution de la glande nasale externe. Le canal lacrymal, plein, progresse et vient fusionner avec la fissure choanale latérale (pl. XI C). La glande nasale externe représente une projection en doigt de gant, pleine de cellules isodiamétriques, née de la paroi latérale du conduit antérieur, juste avant sa fusion avec la chambre olfactive. Elle croît postérieurement et se ramifie 3 à 4 fois pour se terminer dans le *cavum conchale* (pl. XI B). Tous les constituants de la capsule nasale sont maintenant présents et chondrifiés.

Les derniers stades (stades 39, 40 *L. viv.*) changent peu la configuration du *cavum nasii*, toutes les parties de l'adulte étant reconnaissables. La différenciation histologique du revêtement étant amorcée, les glandes de Bowman se constituent (pl. XI E). Le conduit vestibulaire acquiert son orientation finale. Par la lyse de couches successives de cellules embryonnaires isodiamétriques, il se creuse et se revêt d'un épithélium pluristratifié (pl. XI D). La glande nasale s'étend par les ramifications de plus en plus nombreuses des tubules (pl. XI F). Chez *Lacerta viridis* ou *L. lepida*, le revêtement des diverses portions tubulaires commence alors à se diversifier. Le canal collecteur principal qui, à proximité du vestibule, regroupe des cellules isodiamétriques, d'aspect désordonné, voit sa lumière se constituer. Son revêtement s'organise selon deux assises, l'une superficielle formée de cellules prismatiques à noyaux allongés, l'autre, basale, de cellules cubiques. Le départ des tubules sécréteurs, lors des ramifications successives, est marqué par la réduction de la lumière et par la faible élévation des cellules superficielles. En suivant la progression du tubule, le diamètre décroît et les cellules basales, de moins en moins nombreuses, forment une assise irrégulière. Les extrémités borgnes se distinguent par un élargissement de la lumière et un revêtement unistratifié de cellules cubiques. Certaines, au contraire, apparaissent massives et regroupent, dans le désordre, de nombreuses cellules isodiamétriques. Alors que des tubules semblent ainsi avoir terminé leur expansion, d'autres sont donc encore en pleine prolifération. Ceci peut expliquer l'arrangement désordonné de la glande, caractéristique des Lézards. Dès ce stade, des capillaires accompagnent les futurs segments « striés ».

Chez *Lacerta viridis* et *L. lepida*, une semaine avant l'éclosion, les différentes portions tubulaires sont nettement définies. Le canal collecteur principal se distingue par sa large lumière et sa double assise cellulaire, régulière. Les segments « striés » ont un diamètre double de celui des segments distaux (pl. XI F). En section transversale, les cellules, homogènes, paraissent régulièrement disposées, en « parts de tarte ». Leurs parois latérales sont rectilignes et les espaces intercellulaires simples, mais le système de jonction terminale est présent (pl. XI G). Les cellules basales y sont moins nombreuses que dans le collecteur principal. Les cellules cubiques tapissant les segments distaux ne possèdent encore aucun produit de sécrétion figuré et les cellules basales y sont rares. Les premiers signes d'élaboration glandulaire apparaissent au moment de l'éclosion, alors que les interdigitations membranaires latérales et les expansions cytoplasmiques se développent dans les futurs segments « striés ».

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

LES FOSSES NASALES

La variabilité morphologique des fosses nasales se remarque aisément en comparant les reconstitutions graphiques. Les données bibliographiques étant nombreuses dans ce domaine, notre intention n'est pas de discuter les interprétations des auteurs précédents (ECKART, 1922 ; MALAN, 1946 ; PRATT, 1948 ; BELLAIRS et BOYD, 1950 ; GABE et SAINT GIRONS, 1976) avec lesquelles nous sommes souvent en accord, mais seulement d'ajouter des éléments aux classifications proposées. Cette étude est présentée par familles afin de définir les « tendances » qui leur sont propres, puis de rechercher les affinités ou convergences au niveau de chaque constituant (vestibule, cavum, sillon choanal et canal lacrymal, glande nasale et capsule cartilagineuse). Cette analyse nous conduit à envisager l'influence de la position systématique et du mode de vie de l'animal. Une attention particulière est portée sur les modifications susceptibles d'entrer en relation avec l'habitat désertique.

La disposition du conduit nasal antérieur joue un double rôle : rôle mécanique, de prévention contre la pénétration de particules sableuses dans la chambre olfactive et rôle physiologique, d'équilibration thermique de l'air inspiré et expiré et de conservation de l'eau. L'allongement du vestibule, la complication de son trajet, la réduction de son diamètre par l'intumescence des parois suffisent généralement à prévenir l'entrée de particules étrangères. Le refroidissement de l'air exhalé, processus permettant une moindre déperdition d'eau et de chaleur corporelle, bien connu chez les homéothermes, a été démontré par MURRISH et SCHMIDT-NIELSEN (1970) chez *Dipsosaurus dorsalis*. Ces auteurs ont remarqué en outre que le fluide émis par la glande nasale s'accumulait, chez cette espèce, dans une dépression soulignant la courbure du conduit vestibulaire et qu'il contribuait à l'humidification de l'air inhalé. Une large part du fluide excrété est ainsi « réutilisée » ; l'incidence sur la balance hydrique de l'animal est la même que si les sels étaient émis par la glande nasale sous forme cristalline.

La glande nasale externe occupe la même situation chez tous les Sauriens, mais l'extension éventuelle du vestibule influe sur sa position exacte. L'allongement du conduit vestibulaire modifie également la situation du canal excréteur, mais celui-ci est toujours unique, son débouché s'effectuant à l'extrémité postérieure du vestibule. Les données concernant le développement relatif et la composition cellulaire de la glande sont résumées sous forme d'un tableau semblable à celui présenté par GABE et SAINT-GIRONS (1976) (tab. 4). Nous avons porté un intérêt particulier aux segments « striés » dont l'existence paraît indispensable pour la sécrétion d'une solution hyperosmotique (SAINT GIRONS et JOLY, 1975 ; LEMIRE et DELOINCE, 1977 ; SAINT GIRONS et al., 1977). Cette émission extrarénale d'électrolytes et son intervention dans la balance hydrominérale n'ont été démontrées que chez un petit nombre d'espèces, pour la plupart végétariennes et déserticoles. Cependant, beaucoup de Lézards sont incapables de produire une solution plus concentrée que le plasma ou bien n'émettent qu'une faible quantité de fluide n'influant pas sur l'équilibre du milieu intérieur. Ces variations fonctionnelles sont liées à des variations morphologiques importantes tant dans le développement que dans la composition cellulaire de la glande nasale.

Les rapports entre le canal lacrymal et le sillon choanal ont été analysés par MALAN (1946) et BELLAIRS et BOYD (1950) chez de nombreux Lézards. Sans aborder la compréhension de ces rapports dont l'examen fait intervenir la structure du palais, la simple analyse comparative des variations anatomiques conduit à discerner des grandes subdivisions, comme l'ont fait GABE et SAINT GIRONS (1976). Bien qu'elles restent en grande partie arbitraires, celles-ci permettent d'aborder l'aspect évolutif.

Les variations de la capsule nasale ont fait l'objet de nombreuses recherches portant sur des stades embryonnaires et sur l'adulte. Nous retiendrons donc essentiellement les principales conclusions de ces travaux dont une synthèse a été présentée par BELLAIRS et KAMAL (1981). Les variations portent sur la fenestration du toit, sur le degré de fermeture du plancher, sur l'extension de la zone annulaire, sur le développement et l'aspect de la conque, enfin sur les relations planum antorbitaire — septum nasal. Elles reflètent les variations observées au niveau des fosses nasales.

Source : MNHN, Paris

I. — Conformation des fosses nasales et de leurs annexes dans les différentes familles [1]

Iguanidae

Il existe des variations importantes à l'intérieur de la famille mais de nombreux genres montrent une nette tendance à l'allongement du vestibule et, en contre-partie, à la réduction de la chambre principale. Cependant, beaucoup représentent des formes désertícoles. Nos observations confirment donc celles des précédents auteurs, notamment celles de Stebbins (1948) et celles de Gabe et Saint Girons (1976). Les espèces étudiées se rangent aisément dans les tableaux proposés par ces derniers. Comme le fait remarquer Stebbins, différents « paliers » peuvent être observés (fig. 29).

1e disposition, correspondant au type III (vestibule assez court, se continuant par le cavum) de Gabe et Saint Girons :

Le vestibule, assez court, a un parcours très simple et débouche à l'extrémité antérieure d'un cavum de volume normal, dépourvu de conque. Cette condition se rencontre chez *Anolis* (Pratt, 1948 ; Gabe et Saint Girons, 1976). Chez *Plica*, la communication s'effectue dans la région moyenne du cavum, sur sa face dorsomédiale, mais le vestibule se poursuit directement par la partie haute du cavum et il n'existe pas de cul-de-sac antérieur. Ce genre représente une « étape » intermédiaire entre *Anolis* et les genres mentionnés ci-après. Il possède en outre une conque, attachée dorsalement, qui rappelle celle d'*Iguana*, mais celle-ci reste peu étendue du fait du moindre développement de la glande nasale.

2e disposition, correspondant au type « *Dipsosaurus* » de Stebbins ou IV b (vestibule assez long, en S, débouchant sur la face dorsomédiale du cavum) de Gabe et Saint Girons :

Le vestibule, modérément allongé, a un diamètre assez grand. Il décrit un S en vue dorsale et suit un trajet ascendant qui le méne sur la face latérale de la portion haute, médiale, du cavum. Un équilibre existe entre l'extension du vestibule et le développement de la chambre principale. Le développement de la glande nasale entraîne la constitution d'une conque volumineuse, largement attachée à la paroi dorsolatérale du cavum. Aussi, ce dernier possède-t-il une lumière réduite et affecte-t-il, en coupe transversale, la forme d'un S. L'orifice de la glande nasale se situe au niveau de la dernière courbure du vestibule, à son extrémité postérieure. Parmi les genres étudiés, diverses « étapes » peuvent être discernées, en fonction de l'allongement du vestibule. Chez *Iguana* et chez *Chalarodon* (Gabe et Saint Girons, 1976), le conduit, assez court, débouche dans la région antérieure du cavum, alors que, chez *Dipsosaurus*, *Sauromalus* et *Ctenosaura*, la communication s'effectue dans la région moyenne ou postérieure (fig. 29). Le volume du cavum est alors plus faible. Le fluide nasal s'écoule en pente douce vers la narine. Un rebord épithélial, garni de glandes muqueuses, prévient toute « remontée » vers le cavum et le fluide s'accumule dans une dépression, proche de l'orifice narinaire, qui souligne la première courbure.

3e disposition, correspondant au type « *Uma* » de Stebbins ou au type V (vestibule long. débouchant sur la face dorsocaudale du cavum) de Gabe et Saint Girons :

Le vestibule décrit un L renversé en vue dorsale et un S plus ou moins aplati en vue latérale. Il débouche à la partie médiocaudale du cavum. L'allongement progressif du vestibule peut être suivi à travers les différents genres. Chez *Sceloporus* et *Uta*, le cavum possède encore un cul-de-sac postérieur. Chez *Uma*, *Cophosaurus*, *Holbrookia* et *Phrynosoma*, le vestibule décrit une courbe caudale en U, envahissant l'arrière du cavum, avec un trajet ascendant de plus en plus accusé. Le type le plus évolué

1. Pour les familles dont nous n'avons pas étudié de représentants, il est fait appel aux observations antérieures, notamment celles de Gabe et Saint Girons (1976) qui reconnaissent 6 types de conformation nasale : I, vestibule très court, transversal ; II, vestibule assez court, en L, débouchant sur la face dorsolatérale du cavum, en avant de l'organe de Jacobson ; III, vestibule un peu plus long, se continuant par le cavum au niveau de l'organe de Jacobson ; IV, vestibule assez long, débouchant dans le cavum près de son extrémité rostrale mais en arrière de l'organe de Jacobson ; V, vestibule très long, débouchant sur la face dorsomédiale du cavum ; VI, vestibule long, en J, débouchant à l'extrémité rostrodorsale d'un cavum court et large.

Source : MNHN, Paris

est représenté par *Phrynosoma* chez lequel la branche ascendante vestibulaire est la plus inclinée et le cavum le plus haut, mais cette disposition paraît aussi influencée par le raccourcissement du museau. Le pore excréteur de la glande nasale étant situé à l'extrémité caudale du conduit vestibulaire, l'allongement de ce dernier entraîne son déplacement vers l'arrière. Si, chez *Sceloporus* ou *Uta*, le fluide émis par la glande peut s'écouler naturellement vers la narine, le franchissement de la courbure terminale du vestibule ne peut s'opérer, chez les autres espèces, qu'à l'occasion d'une surpression appliquée au cavum. Cette disposition concorde mal avec l'expulsion continuelle d'une solution importante, mais elle n'interdit pas toute émission d'électrolytes puisqu'une sécrétion saline a été recueillie spontanément chez plusieurs espèces présentant ce dispositif (MINNICH, 1979). Proportionnellement, le volume du cavum semble inégalement affecté par l'allongement du vestibule, mais, le cornet étant toujours absent, l'épithélium olfactif reste peu étendu.

La morphologie des fosses nasales est donc très variable chez les Iguanidés. Comme l'a fait remarquer STEBBINS (1948), les étapes de l'allongement du vestibule et de la réduction de la conque et du cavum peuvent être regardées comme des modifications répondant, dans une certaine mesure, à l'adaptation de l'animal à des environnements de plus en plus arides, mais elles peuvent avoir évolué indépendamment. A l'exception des genres *Anolis*, *Plica* et *Iguana*, d'habitats humides, les genres étudiés sont liés aux zones arides ou présentent une répartition assez vaste incluant des biotopes désertiques. Les Lézards présentant la disposition la plus complexe : *Sceloporus*, *Uma*, *Uta*, *Holbrookia*, *Phrynosoma*, *Cophosaurus*, auxquels il faut adjoindre *Callisaurus* (STEBBINS, 1948), sont plus ou moins fouisseurs et mènent une activité diurne. L'allongement du vestibule, sa communication indirecte avec l'air ambiant, le développement du chorion érectile peuvent prévenir l'introduction de particules sableuses et conditionner l'air inhalé et exhalé. Les Lézards du second groupe correspondent à des formes de grande taille, herbivores (*Sauromalus, Dipsosaurus, Ctenosaura* et *Iguana*), auxquelles il faut ajouter *Crotaphytus* (STEBBINS, 1948), espèce carnivore mais également d'une taille respectable. A l'exception d'*Iguana*, d'habitat tropical humide, dont le vestibule est plus court, ces formes sont héliophiles mais ne sont pas liées comme les genres précédents au sable meuble. La disposition des fosses nasales concourt dans ce groupe à une adaptation similaire à la vie en zone aride. La variabilité de l'organe nasal des Iguanidés peut donc traduire la conquête de divers biotopes xérophiles, bien que cette spécialisation ne représente qu'une des modalités d'adaptation à un environnement aride et qu'elle ne limite pas les animaux à un tel environnement.

Parmi les 14 espèces d'Iguanidés, toutes présentent des segments « striés », ce qui confirme la tendance très forte à l'apparition de tels segments dans la glande nasale externe, tendance déjà remarquée au sein de cette famille (GABE et SAINT GIRONS, 1971). En ajoutant les données bibliographiques, soit d'ordre anatomique (GABE et SAINT GIRONS, 1976), soit d'ordre physiologique (NORRIS et DAWSON, 1964 ; TEMPLETON, 1966 ; MINNICH et SHOEMAKER, 1972 ; MINNICH, 1979), cela porte le nombre d'espèces où les segments « striés » sont présents à une quarantaine environ. En outre, la glande nasale se révèle particulièrement développée et le volume occupé par les segments « striés » particulièrement grand chez bon nombre d'espèces, telles *Sauromalus obesus*, *Dipsosaurus dorsalis* et *Ctenosaura pectinata*. Toutefois, il existe parmi elles de nombreuses formes désertiques et/ou végétariennes pour lesquelles la régulation du milieu intérieur est primordiale. Il se pourrait que le développement des segments « striés » dépende alors de l'intensité et de la durée des sollicitations hydrominérales subies par l'animal. Cependant les segments « striés » existent chez des genres de forêt tropicale humide, comme *Iguana*, *Plica* et *Anolis*, pour lesquels l'obtention d'eau ne doit pas poser de problème particulier. Mais, parmi ces derniers, les segments « striés » sont moins développés chez les formes insectivores, telle *Plica umbra*, espèce héliofuge, à régime alimentaire spécialisé, à base de Fourmis, ou bien encore *Anolis pulchellus*, *A. evermanni* ou *A. stratulus* (GABE et SAINT GIRONS, 1976) alors que, chez les formes herbivores, telle *Iguana iguana*, les segments « striés » peuvent être aussi étendus que chez certaines formes désertiques ; la glande nasale est alors capable d'éliminer des électrolytes en excès (SCHMIDT-NIELSEN et al., 1963). Il semble donc, dans la mesure où le mode de vie intervient, que le régime alimentaire végétarien constitue un facteur prépondérant, dont l'influence peut être accentuée par l'habitat désertiçole. Les cellules glandulaires classiques sont d'un seul type, mucoséreux. Les cellules à villosités apicales sont toujours présentes dans les segments tubulaires distaux. La composition

Source : MNHN, Paris

cytologique de la glande nasale semble donc relativement constante chez les Iguanidés, y compris chez une forme malgache, *Chalarodon madagascariensis* (GABE et SAINT GIRONS, 1976).

Chez les Iguanidés, les choanes sont ouvertes sous une grande partie du cavum, généralement la moitié antérieure (fig. 27). La fente paraît plus étroite et moins longue chez les Lézards du groupe 3 (type *Uma*). Les choanes se prolongent postérieurement par une gouttière spacieuse dont le développement constitue une véritable chambre inférieure qui repousse latéralement le passage vers la partie haute du cavum (« choanes internes » de BORN, 1879), si bien que la communication avec la cavité buccale est indirecte. Cette tendance s'accentue chez les formes sabulicoles, telle *Phrynosoma* (fig. 27c) alors qu'elle s'atténue chez les espèces rupicoles, telle *Sauromalus* (fig. 27a). Rostralement, le sillon choanal se poursuit jusqu'au niveau de l'organe de Jacobson. Le canal lacrymal le surplombe lorsqu'il se recourbe pour atteindre la face médiale du canal de Jacobson. L'orifice lacrymal postérieur, proche de l'orifice antérieur, a une extension longitudinale réduite et débouche presque directement dans le sillon choanal, sauf chez *Plica* où le débouché s'effectue sur la marge du repli choanal latéral, étroit et profond (fig. 27b). Cette condition peut être regardée comme amorçant celle d'*Anolis* chez lequel se constitue, à ce niveau, un tube choanal clos (BELLAIRS et BOYD, 1950 ; GABE et SAINT GIRONS, 1976). La disposition du complexe lacrymonasal, constante chez les Iguanidés, semble traduire une certaine homogénéité dans la structure du palais.

Agamidae

Comme chez les Iguanidés, des variations s'observent au sein de la famille et de nombreux genres montrent une nette tendance à l'allongement du vestibule. D'après nos observations, ainsi que celles d'ECKART (1922) chez les Agamidés de Ceylan pour lesquels subsistent encore des confusions, de PRATT (1948), de GABE et SAINT GIRONS (1976), nous pouvons considérer trois étapes dans l'allongement du vestibule : en S, en boucle et en L.

1. Vestibule modérément allongé, en S, débouchant sur la face dorsolatérale du cavum.

Cette disposition qui caractérise le genre *Uromastix* diffère de celle des autres Agamidés étudiés et s'apparente à celle des Iguanidés du groupe 2 (LEMIRE et al., 1970). Elle s'observe également chez *Leiolepis* (GABE et SAINT GIRONS, 1976). Le développement important de la conque semble lié à celui de la glande nasale.

2. Vestibule modérément allongé, faisant une boucle en avant des narines et débouchant dans le cavum près de son extrémité rostrale.

Le vestibule décrit une courbe presque complète qui le mène à l'extrémité antéromédiale d'un cavum réduit où une conque est présente. Cette disposition s'observe chez *Amphiboluras* (fig. 29), *Physignathus* (PRATT, 1948 ; GABE et SAINT GIRONS, 1976) et *Diporiphora* (GABE et SAINT GIRONS, 1976).

3. Vestibule allongé, en L renversé, débouchant dans la région caudale du cavum.

Le vestibule, plus long, suit un trajet ascendant qui le conduit à l'extrémité caudale du cavum avec lequel il communique, soit par sa face dorsomédiale comme chez *Otocryptis*, *Calotes* (ECKART, 1922), soit par sa face dorsocaudale comme chez *Agama*. L'orifice de la glande nasale externe est ainsi repoussé vers l'arrière, dans la partie interne de la dernière courbure vestibulaire. L'écoulement du fluide glandulaire en direction de la narine doit être « forcé », alors qu'il s'effectue librement en suivant la pente vestibulaire dans les groupes précédents. Cette disposition s'apparente à celle décrite chez les Iguanidés du groupe 3. Le cavum présente un développement normal et la conque est absente.

Chez les Agamidés, il existe donc une diversité analogue à celle observée chez les Iguanidés. L'allongement du vestibule, la complexité de son parcours et le développement d'un manchon érectile concourent à la protection mécanique contre les particules et au conditionnement de l'air inhalé chez les formes de zones arides (*Amphiboluras*, *Physignathus*, *Uromastix*, *Agama*), comme dans la précédente famille. Les Agamidés offrent, dans l'Ancien Monde, un parallélisme de modes de vie et de types

Source : MNHN, Paris

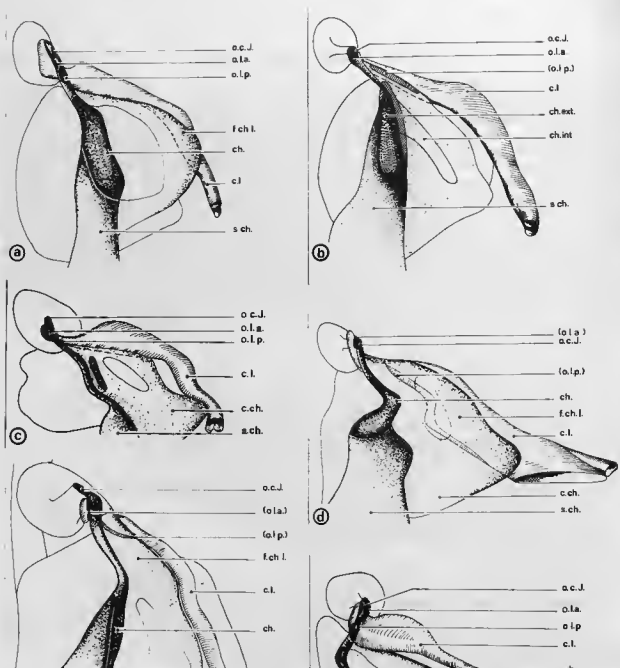


FIGURE 27. — Disposition du sillon choanal et du canal nasolacrymal (vue ventrale).

Chez les Iguanidés : (a) *Sauromalus obesus*, (b) *Plica umbra*, (c) *Phrynosoma modestum*.

Les orifices lacrymaux antérieur et postérieur débouchent tous deux à l'extrémité rostrale du sillon choanal (*Phrynosoma, Sauromalus*), sauf chez *Plica*, où l'orifice postérieur s'ouvre sur la marge latérale du sillon choanal. Observer en outre le rejet latéral, plus accentué chez *Phrynosoma*, des choanes « internes » par rapport aux choanes « externes ».

Chez les Agamidés : (d) *Agama mutabilis*, (e) *Uromastix acanthinurus*, et chez les Gekkonidés : (f) *Ptyodactylus hasselquisti*.

L'orifice lacrymal postérieur s'ouvre dans la fissure choanale latérale (Gekkonidés, Agamidés sauf *Uromastix*) et l'orifice lacrymal antérieur dans le sillon choanal, à proximité du canal de Jacobson. Chez les Gekkonidés (*Ptyodactylus*), la fissure choanale latérale est en relation avec l'organe de Jacobson.

Source : MNHN, Paris

morphologiques avec les Iguanidés du Nouveau Monde, lequel se retrouve au niveau des structures nasales. De nombreuses convergences existent. *Uromastix acanthinurus*, espèce saharienne herbivore, se rapproche de *Sauromalus obesus*, espèce américaine herbivore, par la forme et la situation du conduit vestibulaire ainsi que par le développement de la glande nasale. De même, les dispositions nasales des Agames sahariens insectivores s'apparentent à celles des genres insectivores nord-américains, *Uma* ou *Cophosaurus* par exemple. Comme pour les Iguanidés, il n'existe pas de stricte corrélation entre la configuration vestibulaire et l'habitat déserticole. *Agama bibroni*, d'affinité méditerranéenne, et *Agama agama*, à large répartition géographique, possèdent une structure vestibulaire comparable à celle d'*Agama tournevillei*, cantonné au milieu sableux désertique. Enfin, une modification particulière du conduit vestibulaire, liée au raccourcissement du museau, apparaît chez les espèces sabulicoles du genre *Phrynocephalus* (MOODY, 1980) des déserts d'Afrique, du Moyen-Orient ou d'Asie, rappelant la disposition observée chez l'Iguanidé *Phrynosoma*.

La taille de la glande nasale externe varie beaucoup chez les Agamidés. Massive, elle occupe tout le *cavum conchale* et fait protrusion dans la chambre olfactive chez *Uromastix acanthinurus*. Les tubules y sont nombreux et fortement ramifiés. Ce développement particulier semble lié au régime alimentaire strictement herbivore, alors que chez les autres espèces étudiées, essentiellement insectivores, *Agama mutabilis* et *A. tournevillei*, la glande s'étire en un ruban longitudinal et les tubules y sont peu nombreux. Chez les Agamidés australiens et sud-asiatiques, *Amphibolurus, Physignathus*, elle présente un développement intermédiaire, alors que chez *Leiolepis*, autre forme végétarienne, la glande nasale présentant des tubes « striés » est bien développée.

La structure du parenchyme tubulaire varie également beaucoup. Les cellules glandulaires classiques sont représentées par une seule catégorie, séromuqueuse dans la plupart des genres analysés, à l'exception du genre *Uromastix* où elles sont mucoséreuses [1] et semblables à celles observées chez *Sauromalus*. Le développement de segments « striés », garnis uniquement de cellules « à sels », diffère considérablement parmi les Agamidés, y compris les espèces déserticoles. Ils sont étendus chez les espèces herbivores, *Leiolepis belliana* (GABE et SAINT GIRONS, 1976) et particulièrement chez *Uromastix acanthinurus*, mais absents chez *Physignathus longirostris* (GABE et SAINT GIRONS, 1976) et *Amphibolurus ornatus* ou peu différenciés chez *Amphibolurus reticulatus* (GABE et SAINT GIRONS, 1976). La tendance à l'apparition de segments « striés » semble donc moins forte chez les Agamidés, surtout chez les formes déserticoles insectivores, qui en sont souvent dépourvues, contrairement aux formes iguaniennes correspondantes du Nouveau Monde. Le genre *Agama* se singularise par la possession d'un revêtement hétérogène mêlant cellules glandulaires classiques et cellules « à sels », et le développement de la glande nasale est faible chez les espèces des zones arides.

Chez les Agamidés, les choanes s'ouvrent sous les trois quarts antérieurs du cavum (fig. 27). L'ouverture est réduite, surtout sur la marge postérieure, chez *Agama*, comme chez les Iguanidés du groupe 3 (*Sceloporus, Uta...*) alors que, chez *Uromastix, Amphibolurus*, ainsi que chez *Physignathus* et *Leiolepis* (GABE et SAINT GIRONS, 1976), elle reste allongée. L'extension latérale du palatin, plus marquée que chez les Iguanidés, sépare le cavum en deux chambres : une supérieure, en majeure partie olfactive, et une inférieure, choanale. Cette extension palatine repousse latéralement la communication (choanes internes) entre les deux chambres dans les genres *Agama* et *Amphibolurus*. Chez *Uromastix*, au contraire, l'ouverture choanale débouche directement sous le cavum.

A l'exception d'*Uromastix* (fig. 27e) et de *Leiolepis*, où la situation est la même que chez les Iguaninés, le canal lacrymal s'ouvre sur la face dorsale de la fissure choanale latérale, marquée chez toutes les espèces étudiées (fig. 27d). L'orifice lacrymal postérieur constitue ainsi une étroite gouttière qui se poursuit jusqu'au niveau de l'organe de Jacobson et communique largement avec la partie basse du cavum. Rostralement, le canal lacrymal franchit le sillon choanal, comme chez les Iguanidés, pour déboucher sur la face médiale du canal de Jacobson (orifice lacrymal antérieur). La disposition apparaît identique chez *Calotes* (ECKART, 1922) et le canal lacrymal communique aussi probablement avec le sillon choanal, bien en arrière de l'organe de Jacobson, chez *Draco* (BORN, 1879), *Otocryptis, Ceratophora* et *Cophotis* (ECKART, 1922). Les relations lacrymonasales semblent donc constantes chez les

1. Chez *Leiolepis* (GABE et SAINT GIRONS, 1976), la nature du produit de sécrétion n'a pu être déterminée.

Source : MNHN, Paris

Agamidés, mais les deux formes végétariennes *Uromastix* et *Leiolepis* s'individualisent et se rapprochent au contraire des Iguanidés.

Chamaeleonidae

Le vestibule, assez large, en S, est entouré d'un épais manchon de tissu érectile chez *Chamaeleo* (HAAS, 1937 ; PRATT, 1948). Il débouche sur la face dorsolatérale d'un cavum réduit, dépourvu de conque. L'épithélium olfactif est particulièrement réduit chez *Brookesia* (GABE et SAINT GIRONS, 1976), voire absent chez *Chamaeleo* (HAAS, 1937), tout comme l'organe de Jacobson. Les choanes s'ouvrent sous les deux tiers postérieurs du cavum. Le canal lacrymal débouche à l'extrémité de la fissure choanale latérale et est de ce fait plus ou moins confondu avec elle. La glande nasale externe, très petite, ne comporte pas de segment « strié » chez *Brookesia spectrum* (GABE et SAINT GIRONS, 1976).

Gekkonidae

La disposition des fosses nasales se révèle très constante à l'intérieur de la famille. Le vestibule, en forme de J renversé, débouche sur la face dorsomédiale du cavum, comme chez les Lacertidés (fig. 29). Sa longueur varie ; il est court chez les formes de régions humides, telles *Hoplodactylus, Phelsuma* (GABE et SAINT GIRONS, 1976), mais long et entouré d'un large manchon de tissu érectile chez les formes de régions méditerranéennes ou de zones arides, telles *Pachydactylus* (MALAN, 1946), *Gehyra, Coleonyx* (GABE et SAINT GIRONS, 1976), *Stenodactylus, Ptyodactylus, Tropiocolotes* et *Tarentola*. L'épithélium de revêtement est particulièrement mince. Le cavum, volumineux, est pourvu d'une conque saillante mais aplatie, attachée à la paroi ventrolatérale, dans laquelle la glande nasale s'engage faiblement.

La glande nasale externe, de taille moyenne, est constituée en majeure partie de deux catégories cellulaires, généralement mucoséreuses. Les segments « striés » font défaut chez *Hoplodactylus* et *Phelsuma* (GABE et SAINT GIRONS, 1976) ou bien, lorsqu'elles sont présentes, les cellules « à sels » sont mêlées à des éléments glandulaires classiques comme chez *Gehyra* (GABE et SAINT GIRONS, 1976), *Tarentola* ou *Stenodactylus* ; ces derniers dominent même à l'extrémité proximale du canal excréteur. De rares espèces possèdent toutefois des segments « striés » (*Ptyodactylus, Tropiocolotes, Coleonyx*), mais les cellules « à sels » y sont peu différenciées.

Les choanes s'ouvrent seulement sous les deux tiers postérieurs du cavum (fig. 27f). Elles se prolongent par une courte gouttière dont les marges latérales tendent à se refermer médialement mais leur extension n'atteint pas celle observée chez les Scincidés. Le canal lacrymal côtoie la fissure choanale latérale mais ne débouche dans le sillon choanal qu'à un niveau très antérieur, proche du canal de Jacobson, parfois en relation avec la face médiale de ce dernier (fig. 27f). L'extrémité rostrale de la fissure choanale communique avec la cavité de l'organe de Jacobson, disposition particulière déjà remarquée par BELLAIRS et BOYD (1950) chez *Hemidactylus fasciatus*. Des rapports analogues entre le canal lacrymal et le sillon choanal s'observent chez les Pygopodidés tel *Lialis burtoni* (BELLAIRS et BOYD, 1950).

Xantusiidae

Le vestibule ainsi que le cavum muni d'une conque aplatie rappellent ceux des Gekkonidés. Les marges latérales des choanes se rejoignent sur le plan médian, constituant un conduit nasopharyngé impair. Le canal lacrymal débouche à la base du conduit de l'organe de Jacobson chez *Xantusia henshawi* et *X. vigilis* (PRATT, 1948 ; GABE et SAINT GIRONS, 1976). La glande nasale, de grande taille, est largement pourvue de segments « striés ».

Lacertidae

La disposition des fosses nasales se montre assez constante chez les Lacertidés. Le vestibule, en forme de S plus ou moins accentué, de longueur variable, débouche sur la face dorsolatérale de l'extrémité rostrale du cavum, sauf chez *Lacerta vivipara* où, particulièrement court et spacieux, il s'abouche

Source : MNHN, Paris

avec la partie rostrale du cavum. Ce dernier, volumineux, est occupé par une conque proéminente, attachée sur la paroi dorsolatérale, puis ventrolatérale. Le conduit vestibulaire s'allonge chez les formes désertícoles (*Acanthodactylus, Eremias*) tandis que le chorion érectile est plus développé. A l'inverse, le S vestibulaire est ramassé et le chorion peu épais ches les formes de climat méditerranéen ou occupant des biotopes plus humides (*Lacerta*).

Une relative uniformité s'observe également au niveau de la glande nasale externe. Celle-ci comporte toujours deux catégories de cellules glandulaires classiques : cellules séreuses et cellules mucoséreuses. Les dernières tendent toutefois à être moins abondantes chez certaines espèces (*Lacerta vivipara*). La glande nasale possède des segments « striés » mais le volume occupé par ces segments varie au sein de la famille, en relation avec le biotope. Ils représentent la moitié environ du volume tubulaire chez les formes désertícoles (*Acanthodactylus, Eremias*) ou d'affinités méditerranéennes (*Lacerta muralis, L. viridis, L. lepida*). Ce développement correspond à une plus grande extension des segments « striés » mais aussi à une différenciation plus marquée des cellules « à sels ». Au contraire, les segments « striés » sont réduits et peu différenciés chez les formes d'habitat humide (*Lacerta vivipara*).

Les choanes s'ouvrent sous le tiers caudal du cavum et se prolongent postérieurement par des gouttières profondes mais béantes (fig. 28a). Le canal lacrymal communique largement (orifice lacrymal postérieur) avec le sillon choanal. Fissure choanale latérale et canal lacrymal sont en continuité, si bien que la limite entre les deux structures n'est pas toujours facile à préciser. L'orifice lacrymal antérieur constitue la terminaison rostrale du sillon choanal, à une courte distance de l'orifice du canal de l'organe de Jacobson (fig. 28a). Cette disposition s'observe chez tous les Lacertidés étudiés et témoigne là encore d'une relative constance de la famille.

Teiidae

Le vestibule, assez court mais recourbé, se confond avec la partie rostrale du cavum. Le chorion érectile est peu développé. Le cavum est occupé par une conque volumineuse dont la disposition rappelle celle observée chez les Lacertidés. En effet, la conque, proéminente, est d'abord rattachée dorsolatéralement puis ventrolatéralement. En revanche, la partie inférieure du cavum est séparée de la partie supérieure et constitue, sous la moitié postérieure du cavum, une large gouttière aux marges étroites.

La glande nasale externe occupe un grand volume mais les segments « striés » apparaissent moins développés que chez les Lacertidés. Les cellules glandulaires classiques sont représentées par une seule catégorie, séromuqueuse, mais des variations existent dans la composition de la sécrétion. Le volume, relativement important, occupé par les segments « striés », est dû à la dilatation ampullaire du canal collecteur. L'extension et le développement de ces segments sont en fait médiocres et la différenciation des cellules «à sels » est peu poussée chez les espèces étudiées, insectivores, diurnes, abondantes dans les semi-déserts ou les milieux ouverts et secs. Les Teiidés rappellent ici, par certains caractères, les Acanthodactyles de l'Ancien Monde.

Les choanes s'ouvrent dans la partie moyenne du cavum et sont prolongées postérieurement par une vaste gouttière nasopharyngée qui constitue une chambre respiratoire ne communiquant avec le reste du cavum qu'à son extrémité rostrale. Les Teiidés occupent ainsi une position intermédiaire entre les Scincidés, à conduit respiratoire s'étendant jusqu'au sillon interorbitaire, et les Lacertidés, à gouttière nasopharyngée très marquée mais béante.

Le canal lacrymal s'ouvre dans le cavum, sur la marge ventrolatérale de la chambre choanale, par une fente longitudinale (orifice lacrymal postérieur), puis il progresse vers l'avant pour déboucher près de l'orifice de l'organe de Jacobson (fig. 28c). L'orifice lacrymal antérieur, réduit, constitue l'extrémité rostrale d'un sillon choanal à peine ébauché. Cette disposition semble dérivée de celle des Lacertidés.

Scincidae

La disposition des fosses nasales rappelle celle des Lacertidés, mais le vestibule est plus court, y compris chez les formes désertícoles et/ou sabulícoles telles *Chalcides mionecton* (GABE et SAINT

Source : MNHN, Paris

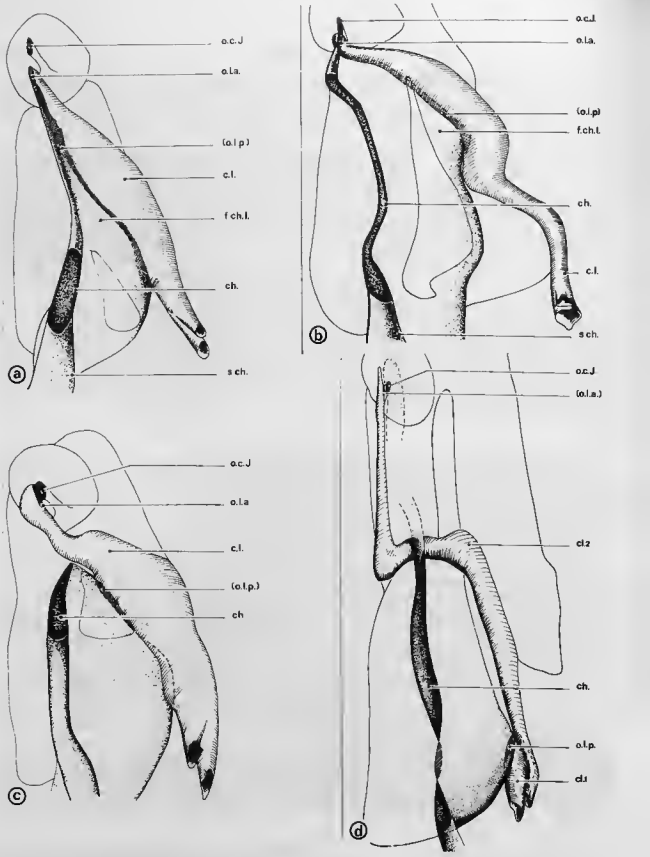


FIGURE 28. — Disposition du sillon choanal et du canal nasolacrymal (vue ventrale).

Chez les Lacertidés (a, *Eremias guttulata*), Scincidés (b, *Scincus scincus*), Teiidés (c, *Cnemidophorus scalaris*) et Varanidés (d, *Varanus griseus*).

Chez les premiers, l'orifice lacrymal postérieur s'ouvre dans la fissure choanale latérale. Le sillon choanal ne se prolonge pas en avant des choanes chez les Teiidés (*Cnemidophorus*).

Chez les Varanidés, le sillon choanal est réduit rostralement et il existe deux canaux lacrymaux.

Source : MNHN, Paris

GIRONS, 1976) ou *Scincus scincus*. Il se réduit au pourtour des narines chez les formes de climat plus humide, telles *Leiolopisma, Ablepharus, Lygosoma* ou *Egernia* (GABE et SAINT GIRONS, 1976). La tendance à l'allongement du vestibule paraît donc particulièrement faible. Le tissu érectile n'est développé que chez les espèces de zones arides, à vestibule un peu plus long et recourbé en L. Ce dernier se continue par le cavum. L'attache est déportée latéralement. Le cavum est en grande partie occupé par une conque volumineuse, attachée dorsolatéralement, puis ventrolatéralement, comme chez les Lacertidés.

La glande nasale, toujours de grande taille, est pourvue de segments « striés » développés, y compris chez les formes d'habitat humide, comme *Leiolopisma, Ablepharus, Lygosoma* (HAAS, 1935 ; GABE et SAINT GIRONS, 1976). Cependant, leur extension varie d'un quart à trois quarts du volume tubulaire. Ces segments sont nettement développés chez *Scincus scincus*, espèce saharienne insectivore, mais pour laquelle les végétaux constituent, à certaines saisons, une part non négligeable de la nourriture (VERNET et GRENOT, 1973). Il en va de même chez *Chalcides, Scelotes, Eumeces* (KINGMAN, 1932 ; HAAS, 1936 ; MALAN, 1946 ; GABE et SAINT GIRONS, 1976), autres formes de zones arides. Toutefois, bien que possédant des cellules « à sels » typiques, la glande nasale de *Tiliqua rugosa*, espèce australienne vivant en milieu semi-aride et largement végétarienne, ne montre pas de semblables segments « striés », même au niveau de son arbre collecteur. Les cellules glandulaires classiques sont réparties en deux catégories alternées. L'une est faite de grandes cellules à produit de sécrétion abondant alors que l'autre est constituée de cellules plus discrètes dont le produit de sécrétion fait fréquemment défaut, si bien que ces éléments peuvent être regardés comme des cellules « à sels » en voie de différenciation (SAINT GIRONS et al., 1977). La qualité de la sécrétion varie d'une espèce à l'autre, parfois le long du tubule chez une même espèce, et les cellules dominantes, par la taille, sont séromuqueuses chez certaines formes, mucoséreuses chez d'autres. La transition vers les segments « striés » est parfois très étendue, comme chez *Leiolopisma* (GABE et SAINT GIRONS, 1976), la disposition de *Tiliqua* pouvant être considérée comme une situation extrême.

Le canal lacrymal débouche, comme chez les Lacertidés, sur la face latérale de la fente choanale (fig. 28b). L'orifice lacrymal postérieur s'étire jusqu'à l'extrémité rostrale du sillon où il se confond avec l'orifice antérieur qui côtoie lui-même le débouché de l'organe de Jacobson. La situation de *Chalcides mionecton* est particulière car la partie antérieure du sillon choanal fait défaut et le canal lacrymal débouche directement à proximité de l'organe de Jacobson, situation qui rappelle celle observée chez les Téiidés.

L'extension des choanes est variable. Chez la majorité des Scincidés, elles s'ouvrent sous une grande partie du cavum mais l'ouverture est étroite, les marges latérales tendant à se refermer ventralement (fig. 28b). Chez *Chalcides* (GABE et SAINT GIRONS, 1976) et *Tiliqua*, l'orifice choanal est limité à la moitié postérieure du cavum. Les choanes se continuent par une gouttière nasopharyngée dont la fermeture est presque achevée. Les choanes sont ainsi repoussées à des degrés divers en arrière du cavum. Le conduit nasopharyngé est simple chez de nombreuses espèces des genres *Ablepharus, Lygosoma, Leiolopisma, Egernia, Mabuya, Scelotes* (HAAS, 1935, 1936 ; MALAN, 1946 ; GABE et SAINT GIRONS, 1976), double chez quelques autres des genres *Aconthias* (DE VILLIERS, 1939) et *Scincus*.

Cordylidae

Les Cordylidés s'apparentent aux Lacertidés par de nombreux caractères. Le vestibule est assez court et le cavum pourvu d'une conque épaisse, à attache dorsolatérale. Le canal lacrymal s'ouvre à l'extrémité de la fissure choanale latérale. Ces deux formations, confondues, constituent un profond sillon qui s'étend jusqu'au voisinage de l'organe de Jacobson. La glande nasale, développée, est occupée par deux catégories de cellules glandulaires classiques auxquelles s'ajoutent, chez *Gerrhosaurus* (GABE et SAINT GIRONS, 1976), des cellules « à sels » groupées en segments « striés » caractéristiques.

Feyliniidae

La disposition du vestibule et du cavum est semblable à celle des Scincidés, mais la conque, aplatie, rappelle celle des Gekkotiens. Les choanes s'ouvrent sous le tiers antérieur du cavum et se pro-

Source : MNHN, Paris

longent par deux conduits nasopharyngés. Il n'y a pratiquement pas de sillon choanal et le canal lacrymal débouche à la base du conduit de l'organe de Jacobson. La présence de cellules « à sels », au niveau du canal collecteur de la glande, demande à être vérifiée, mais ces cellules seraient alors mêlées à des éléments glandulaires classiques chez *Feylinia currori* (GABE et SAINT GIRONS, 1976).

Anguidae

Le vestibule, court, se termine avant l'organe de Jacobson. Le cavum, volumineux, possède une conque massive. Le canal lacrymal s'ouvre dans la fissure choanale latérale (orifice lacrymal postérieur) et débouche au voisinage de l'organe de Jacobson (orifice lacrymal antérieur) chez *Anguis* (PRATT, 1948). La glande nasale, qu'elle soit réduite (*Anguis, Ophisaurus*) ou développée (*Gerrhonotus*), est dépourvue de segment « strié » (GABE et SAINT GIRONS, 1976).

Anniellidae

La disposition des fosses nasales rappelle celle des Anguidés, mais la conque se réduit à une saillie dorsolatérale qui s'efface rapidement chez *Anniella pulchra* (GABE et SAINT GIRONS, 1976). Les choanes s'ouvrent sous l'extrémité postérieure du cavum et se continuent par une double gouttière nasopharyngée. La glande nasale, malgré son plus grand développement, est dépourvue de segment « strié » et se rapproche beaucoup de celle des Anguidés.

Varanidae

Le vestibule, généralement allongé, débouche à l'extrémité rostrodorsale du cavum. Il affecte la forme d'un U renversé lorsque les narines occupent une position postérieure ou bien est presque rectiligne chez les espèces où les narines se situent près de l'extrémité du museau. Le cavum, réduit, est occupé par une conque massive, à large attache dorsale, qui ne se pédiculise que dans sa partie postérieure.

La taille de la glande nasale externe diffère peu chez les Varanidés étudiés. Massive, elle occupe tout l'espace intraconchal. Si, à l'exception de *Varanus salvator* (GABE et SAINT GIRONS, 1976), espèce de région tropicale humide, les segments « striés » sont toujours présents, leur volume relatif varie beaucoup. Ils sont bien développés chez *Varanus griseus*, ainsi que chez *V. gouldii* et *V. acanthurus*, modérément développés chez *V. rosenbergi* et peu développés chez *V. giganteus* (SAINT GIRONS et al., 1981), dont l'aire de répartition recouvre pourtant des territoires arides. Il n'existe donc pas de corrélation stricte entre le développement des segments « striés » et le mode de vie (SAINT GIRONS et al. 1976). Les cellules « à sels » sont généralement bien différenciées. Les cellules glandulaires classiques ne tapissent que la partie distale des tubules et appartiennent à un seul type, séromuqueux ou mucoséreux, selon l'espèce.

Les choanes s'ouvrent sous la majeure partie du cavum, mais aucun sillon ne les poursuit antérieurement en direction de l'organe de Jacobson (fig. 28d). La communication avec la cavité buccale est large et directe. Les relations lacrymonasales, particulières, ont été décrites par MALAN (1946), BELLAIRS (1949), BELLAIRS et BOYD (1950). Il existe deux canaux lacrymaux : l'un, court et large, communique avec la fissure choanale latérale ; l'autre, de plus faible diamètre, se prolonge jusqu'au canal de l'organe de Jacobson.

Helodermatidae

Certains points d'anatomie restent à préciser, mais le cavum rappelle celui de *Varanus*. Il existe un double canal lacrymal, comme chez les Varanidés. Par contre, la glande nasale, développée, est dépourvue de segment « strié » chez *Heloderma horridum* (GABE et SAINT GIRONS, 1976).

Source : MNHN, Paris

II. — STRUCTURE DE LA CAPSULE NASALE DANS LES DIFFÉRENTES FAMILLES.

Iguania

Iguanidés et Agamidés s'apparentent nettement par la structure générale de leur capsule nasale, qui ne possède pas de *fenestrae superior* et *lateralis*, mais présente une longue *fissura lateralis* allant de la *fenestra narina* à l'*aditus conchae* et séparant le pariétotectal du paranasal. La capsule montre de nombreuses variations adaptatives en relation avec la morphologie vestibulaire. Le développement de l'ectochoanal et du paraseptal varie, selon les familles, et plus encore celui de la conque. Le trajet des nerfs pénétrant la capsule est généralement modifié par rapport à la disposition primordiale. La branche ethmoïdienne latérale pénètre avec le nerf olfactif par une ouverture placée sous la commissure sphénethmoïdale (*fenestra olfactoria* + *fenestra orbitonasalis*), chez la plupart des Iguanidés, alors qu'elle passe directement dans la glande nasale, en empruntant la fissure latérale, chez les Agamidés et chez les Iguaninés.

La présence d'un processus prénasal, à l'avant du septum, caractérise les Iguanidés. Paranasal et pariétotectal sont bien développés chez les Iguaninés, formant une *zona annularis* (fig. 12a). La conque y est marquée et le *cavum conchale* spacieux et pratiquement clos (fig. 10d et 12b). Cette condition est regardée par BELLAIRS et KAMAL (1981) comme la moins diversifiée. En revanche, chez les Scéloporinés, la conque fait défaut, bien que la glande nasale soit volumineuse (fig. 7 et 8c et d). Il en va de même chez les Anolinés, mais, dans ce cas, l'extension de la glande est faible. Chez ces derniers où la condition arboricole intervient vraisemblablement, pariétotectal et paranasal sont en outre réduits.

La capsule nasale des Agamidés semble moins variable que celle des Iguanidés. Pour la plupart des formes étudiées, elle rappelle celle des Scéloporinés. Chez ces derniers (fig. 5c), un paraseptal latéral double le paraseptal médian, réduit ; il prolonge l'extension vomérienne, repoussant latéralement les choanes internes, alors que, chez les Agaminés (fig. 1d et 2d), ce rôle est tenu par le prolongement osseux du palatin. Il n'y a pas de zone annulaire et la conque est absente chez les Agaminés ou faiblement développée chez les Agamidés australiens et sud-asiatiques. Le paranasal est présent mais, chez *Uromastix* (fig. 4d), il est réduit alors que le pariétotectal, étendu, constitue une *zona annularis*. La capsule nasale de ce dernier rappelle celle des Iguaninés par la présence d'une conque développée mais, contrairement à ceux-ci, la paroi du *cavum conchale* est incomplète.

Les Caméléonidés possèdent une capsule nasale profondément modifiée par la réduction du paranasal et du pariétotectal qui en constituent l'armature essentielle. La *fissura lateralis* est absente. Il n'y a pas de conque et le planum antorbitaire est incomplet. L'organe de Jacobson est également touché par cette réduction. Ces caractères régressifs peuvent être liés à leur engagement profond dans la voie de l'arboricolisme.

Gekkota

Les Gekkotiens apparaissent hétérogènes mais présentent tous un développement important de l'ectochoanal. Parmi les Gekkonidés existent de nombreuses variations dans la fenestration du toit capsulaire, dans la fermeture de la zone annulaire et dans l'extension de la fissure latérale. La conque est développée (fig. 23a), sa forme rappelle celle de la conque des Lacertidés, mais le *cavum conchale* est incomplètement clos. Les Xantusiidés s'apparentent aux Gekkonidés par la disposition de la conque. Ils montrent cependant un certain nombre de particularités en relation avec la présence d'un canal nasopharyngien développé : taille exceptionnelle de l'ectochoanal, fusion des paraseptaux, développement du septomaxillaire. Chez les Sphaerodactylidés, la conque est réduite.

Scincomorpha

La capsule nasale des Scincomorphes possède une conque généralement développée et une *zona annularis* dont le degré de fermeture et l'allongement paraissent plus importants chez les formes déserti-

Source : MNHN, Paris

coles. L'*aditus conchae* est marqué et le *cavum conchale* clos (fig. 16b et c). Les cartilages paraseptal et ectochoanal sont présents. Les foramina nerveux sont placés en position dorsale, position considérée comme primitive. Chez les Lacertidés et les Cordylidés, la *fenestra superior* et la *fenestra lateralis* sont également marquées alors que, chez les Scincidés, la première est réduite et que, chez les Teiidés, c'est la seconde. Les Cordylidés se distinguent des Lacertidés par la réduction du paranasal et des Teiidés par des caratères rappelant plutôt les Iguanidés, comme la présence d'un large *aditus conchae* et le début de couverture cartilagineuse de l'organe de Jacobson.

Anguimorpha

La capsule nasale des Anguidés et des Anniellidés ressemble plus à celle des Scincomorphes qu'à celle des Gekkotiens ou des Iguaniens. Chez *Anguis*, la conque rappelle celle observée chez les Xantusiidés ou les Gekkonidés, alors que seul un sillon conchal est ébauché chez *Anniella*. L'ectochoanal est large mais court dans les deux familles alors que le paraseptal est réduit.

Chez *Varanus griseus*, la morphologie capsulaire, particulière, tient essentiellement au recourbement prononcé du conduit vestibulaire. Les deux cupules antérieures sont ainsi nettement détachées et la zone annulaire incomplète (fig. 26b). Le paranasal forme un large récessus latéral ouvert sur l'extérieur (fig. 26d). La conque est présente et le *cavum conchale* clos. L'ectochoanal est réduit.

III. — Rapports avec la position systématique et le mode de vie.

1. *Le vestibule* :

Nous avons résumé nos données et celles des auteurs en ramenant les différentes formes du vestibule des Sauriens à quatre types principaux (tab. 2 et fig. 29). Cette classification est basée sur le mode de relation vestibule-cavum et sur le degré d'allongement du conduit vestibulaire. La situation du débouché vestibulaire par rapport à l'organe de Jacobson, prise en compte par certains, ne fournit pas toujours une indication exacte de la longueur du vestibule car elle est influencée aussi par le développement de l'organe voméronasal. Elle est placée en second plan dans notre classification.

Celle-ci appelle quelques remarques d'ordre général. Dans le groupe I, le raccourcissement du vestibule est tel qu'il n'est plus possible de lui définir un aspect général et de le rattacher à un type des autres groupes (L, S ou J). Certaines familles ne présentent qu'une seule modalité de relation vestibule-cavum (Lacertidés, Gekkonidés), bien que la longueur du vestibule varie selon les milieux colonisés. D'autres, au contraire, paraissent diversifiées (Iguanidés, Agamidés) et montrent des formes vestibulaires différentes chez des espèces occupant des milieux comparables. D'autres, enfin, ont une morphologie vestibulaire peu influencée par le mode de vie (Teiidés).

Il existe des variations importantes dans la longueur, la forme et la structure du vestibule. Au niveau de chaque famille s'observe une certaine corrélation entre la morphologie du vestibule et le mode de vie (Gabe et Saint Girons, 1976). La vie en zone aride est généralement associée à un allongement du conduit vestibulaire, condition observée parmi de nombreux Iguanidés, Agamidés, Gekkonidés, Varanidés et Xantusiidés, notamment chez les espèces sabulicoles, à tendance fouisseuse. Cet allongement s'accompagne le plus souvent d'une complication du trajet et d'un développement du tissu érectile qui entoure le vestibule. L'intumescence des parois et la communication indirecte avec l'extérieur suffisent à prévenir l'entrée des particules sableuses chez les espèces rupicoles. Chez les espèces sabulicoles, plus ou moins fouisseuses, l'extension particulière du tissu érectile sur la marge, postérieure ou supérieure, de la narine peut constituer un système obturateur (Stebbins, 1948), comme chez de nombreux Iguanidés (*Uma, Uta, Phrynosoma*) et, à un moindre degré, chez des Scincidés (*Eumeces, Scincus*) et des Teiidés (*Cnemidophorus*). La présence de cette valve s'accompagne d'un développement des muscles dilatateurs de la narine. A l'inverse, les espèces dont le vestibule est le plus court sont plus nombreuses dans les régions humides : Anguidés (*Anguis, Gerrhonotus*), Gekkonidés (*Hoplodactylus*), Iguanidés (*Anolis*).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2. — Disposition du vestibule chez les Sauriens.

I. Vestibule très court, débouchant directement à l'extrémité rostrale du cavum :

a. limité au pourtour des narines :

Scincidae (Leiolopisma, Ablepharus, Lygosoma, Egernia, Eumeces)
Feyliniidae (Feylinia)

b. un peu plus long, se terminant avant l'organe de Jacobson :

Anguidae (Anguis, Gerrhonotus, Ophisaurus)

ou se terminant au niveau de l'organe de Jacobson :

Anniellidae (Anniella)

II. 1. Vestibule en L, débouchant sur la face dorsomédiale du cavum, à son extrémité antérieure :

a. vestibule assez court, se terminant avant le niveau postérieur de l'organe de Jacobson :

Lacertidae (Podarcis, Lacerta)
Cordylidae (Cordylus, Gerrhosaurus)
Teiidae (Ameiva, Cnemidophorus)
Scincidae (Tiliqua, Mabuya, Scincus, Chalcidea)
Gekkonidae (Hoplodactylus, Phelsuma)
Xantusiidae (Xantusia)
Iguanidae (Anolis)
Pygopodidae (Lialis)

b. vestibule assez long, se terminant après l'organe de Jacobson :

Lacertidae (Eremias, Acanthodactylus)
Agamidae (Amphibolurus, Physignathus, Diporiphora)

II. 2. Vestibule en L, débouchant sur la face dorsomédiale du cavum, à un niveau moyen :

vestibule assez long, se terminant après l'organe de Jacobson :

Iguanidae (Plica)
Agamidae (Calotes, Otocryptis, probablement Cophotis et Ceratophora)
Gekkonidae (Tarentola, Tropicolotes, Stenodactylus, Ptyodactylus, Phyllodactylus, Pachydactylus, Gehyra, Coleonyx)

II. 3. Vestibule en L, débouchant sur la face dorsomédiale du cavum à un niveau caudal :

vestibule très long, se terminant très en arrière de l'organe de Jacobson :

Iguanidae (Sceloporus, Uta, Uma, Holbrookia, Phrynosoma, Cophosaurus, Callisaurus)
Agamidae (Agama)

III.1. Vestibule en S, débouchant sur la face dorsolatérale du cavum, à un niveau antérieur :

vestibule assez court, se terminant après l'organe de Jacobson :

Iguanidae (Iguana)
Chamaeleonidae (Brookesia)

III.2. Vestibule en S, débouchant sur la face dorsolatérale du cavum, à un niveau moyen ou postérieur :

vestibule assez long, se terminant bien après l'organe de Jacobson :

Iguanidae (Sauromalus, Dipsosaurus, Ctenosaura)
Agamidae (Uromastix, Leiolepis)
Chamaeleonidae (Chamaeleo)

IV. Vestibule en J, débouchant à l'extrémité rostrale d'un cavum court et large :

vestibule très long, surtout chez les espèces à narines reportées en arrière, se terminant bien après l'organe de Jacobson :

Varanidae (Varanus)

Source : MNHN, Paris

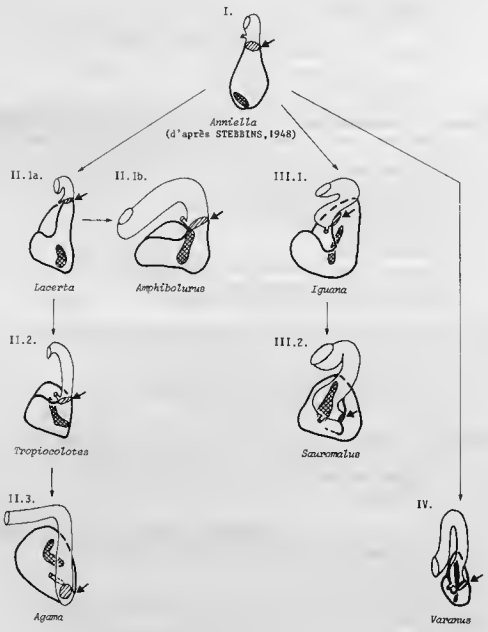


FIGURE 29. — Les principaux types de morphologie vestibulaire chez les Sauriens, illustrés par quelques exemples, en vue dorsale : I, vestibule très court ; II, vestibule en *L* renversé ; III, vestibule en S ; IV, vestibule en J ou en U renversé.

Source : MNHN, Paris

La tendance à l'allongement du vestibule semble également liée à la position systématique (GABE et SAINT GIRONS, 1976). Elle est particulièrement développée chez les Iguaniens, modérée chez les Gekkotiens et les Lacertidés, faible chez les Teiidés et les Scincidés. Dans certaines familles, la morphologie vestibulaire demeure constante ; les relations vestibule-chambre principale répondent à un seul type chez les Gekkonidés et les Teiidés et, à un moindre degré, chez les Scincidés et les Lacertidés. Dans d'autres familles (Iguanidés et Agamidés notamment), il existe des variations importantes dans les modalités de recourbement du conduit vestibulaire et de son débouché dans le cavum. Sur ce point, une nette convergence apparaît entre les formes de l'Ancien et du Nouveau Monde. La disposition des fosses nasales de l'Agamidé *Uromastix* se rapproche beaucoup plus de celle des Iguanidés du type *Dipsosaurus* que de celle des autres Agamidés, alors que le genre *Agama* rappelle les Iguanidés du type *Uma* ou *Sceloporus*. En outre, les variations interspécifiques sont minimes et la disposition des fosses nasales semble constante au sein d'un même genre, quel que soit le mode de vie.

L'emplacement de l'orifice du canal excréteur de la glande nasale marque toujours la limite postérieure de l'épithélium épidermoïde qui recouvre le conduit vestibulaire. Comme l'ont fait remarquer GABE et SAINT GIRONS (1976), il existe un certain rapport entre l'étendue du vestibule et l'importance relative du tissu érectile : le chorion lacunaire est épais chez les formes à vestibule long alors qu'il est réduit chez les formes à vestibule court.

2. *Le cavum* :

La taille du cavum est difficile à apprécier car les dimensions relatives tête-corps varient beaucoup, de même que la forme du museau. Les calculs du volume du cavum, incluant la conque, n'ont pas apporté plus de précision. Ils ne fournissent des renseignements que sur les volumes relatifs vestibule-cavum et sur l'étendue épithélium respiratoire-épithélium olfactif. Nous nous bornerons donc à rappeler les résultats obtenus par GABE et SAINT GIRONS (1976), avec lesquels nous sommes en parfait accord (tab. 3).

A l'exception des cas extrêmes, les relations, au niveau du cavum, entre la disposition morphologique et le mode de vie de l'animal, sont loin d'être aussi nettes que pour le vestibule. Les variations de forme et de dimensions sont également associées avec le développement plus ou moins grand de l'olfaction, sensible surtout chez les espèces herbivores ou fouisseuses. Chez la plupart des Lézards, le cavum et l'épithélium olfactif (du fait de la présence d'une conque) sont bien développés. Chez les formes fouisseuses, totalement ou pratiquement dépourvues de conque, l'épithélium olfactif reste toutefois important par sa plus grande épaisseur et par son fort pourcentage de cellules sensorielles. Au contraire, le cavum et, par là même, l'extension de l'épithélium olfactif tendent à se réduire chez les formes arboricoles, phénomène marqué chez les Caméléonidés mais moins net chez les Iguanidés, les formes de forêt tropicale humide (*Iguana, Anolis, Plica*) conservant un cavum spacieux. Chez les formes désertícoles, le développement du vestibule est tel qu'il s'effectue aux dépens du cavum. Celui-ci est généralement de faible volume (Iguanidés du type *Uma*) ou bien l'une de ses dimensions est réduite (aplatissement latéral chez les Iguanidés du type *Dipsosaurus*) et l'épithélium olfactif est peu développé, excepté chez les espèces végétariennes.

Comme l'ont montré GABE et SAINT GIRONS (1976), la structure du cavum dépend également dans une large mesure de la position systématique. Fréquemment, le mode d'implantation et la forme de la conque sont caractéristiques d'une famille, voire d'un infra-ordre. L'hétérogénéité structurale des Iguaniens contraste, sur ce point, avec l'homogénéité des Gekkotiens. Les variations dépendent, dans le premier groupe, des rapports vestibule-cavum et du développement de la glande nasale qui influe sur la taille de la conque.

Le développement respectif de l'épithélium sensoriel du cavum et de l'organe de Jacobson a été analysé par SAINT GIRONS (1975) et par GABE et SAINT GIRONS (1976) en prenant comme critère leur extension et le pourcentage de cellules sensorielles. Il existe une corrélation entre l'étendue de l'épithélium olfactif et la proportion des cellules sensorielles. Dans la plupart des cas, le pourcentage des cellules sensorielles est plus grand dans l'organe de Jacobson et, si les variations des deux récepteurs vont souvent dans le même sens, ce n'est nullement une règle générale. La tendance à la régression des sens

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3. — Morphologie du cavum chez les Sauriens.

I. Cavum réduit, dépourvu de conque : *Chamaeleonidae*

II. Cavum légèrement réduit ou normal, dépourvu de conque :

Iguanidae du type *Uma* et *Anolis*

Agamidae du type *Agama*

III. Conque réduite à un renflement longitudinal :

a. simple saillie dorsale ou dorsolatérale : *Chalarodon*

b. net renflement dorsal ou dorsolatéral : *Anniellidae*

IV. Conque proéminente plutôt massive, à large attache dorsale ou dorsolatérale, ne se pédiculisant qu'à sa partie toute postérieure :

a. d'assez petite taille :

Plica
Amphibolurus, Physignathus, Diporiphora

b. de grande taille :

Iguanidae du type *Dipsosaurus* et *Iguana*
Uromastix, Leiolepis
Varanidae, Helodermatidae

V. Conque volumineuse et saillante, à attache dorsolatérale puis ventrolatérale :

Lacertidae, Cordylidae
Scincidae, Teiidae
Anguidae

VI. Conque très étendue transversalement mais aplatie, à attache ventrolatérale :

Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae
Feyliniidae

Source : MNHN, Paris

chimiques est forte chez les Iguaniens, notamment chez les formes arboricoles, et frappe davantage l'organe de Jacobson que l'épithélium olfactif. A l'inverse, un développement important des sens chimiques s'observe chez les Gekkotiens, y compris chez les formes arboricoles, et chez les Anguioïdés fouisseurs ; il porte surtout sur l'épithélium olfactif. La situation des Varanidés est intéressante. La régression de l'épithélium olfactif, constatée chez *Varanus salvator*, apparaît également chez *V. griseus*, notamment en ce qui concerne le faible pourcentage de cellules sensorielles. Or, cette dernière espèce n'a pas d'habitudes semi-aquatiques comme la première ; on ne peut exclure qu'il s'agit là d'une survivance d'un caractère ancien, legs d'ancêtres aquatiques revenus secondairement à la vie terrestre (SAINT GIRONS, 1975). Ce caractère souligne la position particulière des Varanidés au sein des Anguimorphes, voire parmi les Sauriens.

3. *Le sillon choanal et le canal lacrymal :*

Les variations morphologiques du sillon choanal sont importantes chez les Sauriens. Elles portent sur la fusion plus ou moins grande des marges palatines, vomérienne et maxillaire, et sur les modalités de relation avec le canal lacrymal. Ces variations ont été analysées par BELLAIRS et BOYD (1950) et la présentation synthétique ci-après reprend leurs résultats. Les premières variations déterminent une plus ou moins forte réduction du sillon choanal, dans son extension antéropostérieure. Ainsi l'étendue de l'ouverture choanale varie fortement par rapport au plancher du cavum, parfois dans des genres voisins, mais la disposition du sillon choanal semble beaucoup plus constante au sein d'une même famille. Les secondes variations, indépendantes des précédentes dispositions, paraissent étroitement liées à la position systématique. Elles retentissent, comme l'a montré PRATT (1948), sur les modes de fonctionnement de l'organe de Jacobson.

La classification est basée essentiellement sur les modalités de relation entre le sillon choanal et le canal de Jacobson d'une part, le sillon choanal et le canal lacrymal d'autre part (fig. 30 et 31). En effet, on note, au cours du développement embryonnaire des Lézards, la présence constante d'un diverticule de la paroi latérale de la choane primitive (fissure choanale latérale) (BELLAIRS et BOYD, 1950). De même, la partie antérieure du canal lacrymal est toujours intimement associée aux dérivés des choanes primitives. Le conduit de l'organe de Jacobson et le sillon choanal constituent ainsi, chez l'adulte, des portions persistantes du passage choanal embryonnaire. La fermeture partielle des choanes et la constitution d'un conduit nasopharyngé n'interviennent que dans les derniers stades embryonnaires et ne représentent donc pas un caractère « primitif ». Les modalités de rapport entre le sillon choanal et le canal de Jacobson ou le canal lacrymal peuvent donc, seules, présenter un intérêt phylogénétique. Elles sont en outre indépendantes de la structure osseuse du palais. La position relative des choanes par rapport au cavum, affectée par la forme même du cavum, constitue un caractère variable, difficile à estimer sous forme d'une progression linéaire. Aussi, ce caractère ne peut être pris en compte que secondairement.

A. — Organe de Jacobson débouchant à l'extrémité antérieure du sillon choanal ; choanes prolongées par une gouttière nasopharyngée paire.

a. Fissure choanale latérale passant directement dans la lumière de l'organe de Jacobson : *Gekkonidae, Eublepharidae, Pygopodidae.*

Chez les Gekkonidés (fig. 30), le canal lacrymal débouche par un orifice postérieur, de faible diamètre, dans la marge latérale de la fissure et par un étroit orifice antérieur dans la face médiale du canal de l'organe de Jacobson. Chez *Lialis* (Pygopodidés), l'orifice lacrymal postérieur fait défaut. Les choanes, prolongées par une courte gouttière aux marges recouvrantes, s'ouvrent sous la moitié postérieurs du cavum.

b. Fissure choanale latérale marquée mais ne communiquant pas avec l'organe de Jacobson ; canal lacrymal ouvert dans la marge dorsolatérale de la fissure choanale, à proximité du canal de l'organe de Jacobson : *Agamidae, Iguanidae.*

Source : MNHN, Paris

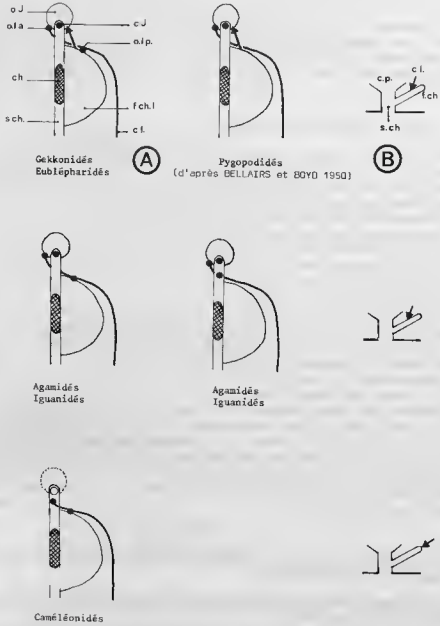


FIGURE 30. — Modalités principales de relation entre le sillon choanal, le canal de Jacobson et le canal lacrymal chez les Sauriens : A, en vue ventrale (les orifices du canal lacrymal et de l'organe de Jacobson sont schématisés par des points) ; B, en vue latérale (l'orifice du canal lacrymal est repéré par une flèche).

Source : MNHN, Paris

Chez certains (*Agama, Amphibolurus, Anolis*), la communication s'effectue sur la plus grande partie de la fissure choanale latérale (orifice lacrymal postérieur allongé). Chez d'autres (*Uromastix, Uma, Uta* et formes voisines, *Iguana, Dipsosaurus* et formes voisines), elle se réduit à l'extrémité antérieure de la fissure et tend à s'effectuer directement dans le sillon choanal (fig. 30). Enfin, la situation est particulière chez *Anolis* et *Xiphocercus*, le sillon choanal se refermant à son extrémité rostrale, entre les deux orifices lacrymaux (BELLAIRS et BOYD, 1950).

Les choanes s'ouvrent sous la partie antérieure du cavum mais leur extension est fonction du mode de vie. La réduction est nette chez les formes désertícoles et plus ou moins sabulícoles (*Uma, Uta, Holbrookia, Phrynosoma, Agama*), mais non chez les formes rupícoles végétariennes (*Dipsosaurus, Sauromalus, Uromastix*), où l'ouverture est grande, comme chez les formes de climat humide et arboricoles (*Iguana, Plica*). Chez *Anolis*, les choanes s'ouvrent sous le tiers postérieur du cavum (GABE et SAINT GIRONS, 1976). Une large mais courte gouttière nasopharyngée prolonge les choanes vers l'arrière.

c. Canal lacrymal s'ouvrant à l'extrémité latérale de la fissure choanale et, de ce fait, confondu avec elle ; organe de Jacobson régressé : *Chamaeleonidae* tels que *Chamaeleo* (BELLAIRS et BOYD, 1950) et *Brookesia* (GABE et SAINT GIRONS, 1976).

L'orifice lacrymal postérieur, allongé, côtoie l'orifice antérieur comme chez les Lacertidés (fig. 30).

B. — Isolement de l'orifice de l'organe de Jacobson par rapport au sillon choanal :

a. Sillon choanal étendu rostralement jusqu'au voisinage de l'organe de Jacobson ; canal lacrymal s'ouvrant à l'extrémité de la fissure choanale latérale et, de ce fait, confondu avec elle : *Lacertidae, Cordylidae, Scincidae, Anniellidae.*

L'orifice lacrymal postérieur, allongé, est poursuivi rostralement par le court orifice lacrymal antérieur (fig. 31). Les choanes s'ouvrent dès le quart antérieur du cavum chez les Scincidés et se continuent par un conduit nasopharyngé simple chez les formes fouisseuses (*Chalcides*). Chez les Lacertidés, elles s'ouvrent seulement sous la moitié postérieure du cavum et il n'existe qu'une courte gouttière nasopharyngée. Chez *Anniella*, les choanes sont très postérieures et le conduit nasopharyngé double.

b. Sillon choanal ne se poursuivant pas en avant des choanes ; orifice lacrymal postérieur réduit ou absent : *Teiidae, Feyliniidae, Xantusiidae, Anguidae.*

Le canal lacrymal côtoie la fissure choanale dans laquelle il s'ouvre au niveau de la marge dorso-latérale (Teiidés, Anguidés) ou non (*Xantusia, Feylinia*), puis il se referme et débouche à proximité de l'orifice de l'organe de Jacobson (fig. 31). Les choanes s'étendent sous la partie postérieure du cavum. Chez les Teiidés, il existe un conduit respiratoire presque clos, double, alors que, chez *Xantusia*, le conduit nasopharyngé est simple.

C. — Pas de sillon choanal ; deux canaux lacrymaux dont l'un débouche dans le cavum, l'autre à proximité de l'organe de Jacobson : *Varanidae* (fig. 31), *Helodermatidae.*

Le développement et la forme du conduit nasopharyngé sont en rapport avec le mode de vie, les espèces fouisseuses ayant des conduits nasopharyngés plus développés que les espèces non fouisseuses appartenant à des genres ou à des familles voisines (GABE et SAINT GIRONS, 1976). Il en va ainsi chez les Pygopodidés, les Scincidés, les Feyliniidés et les Anniellidés. Chez la plupart des Sauriens, chaque choane se continue postérieurement par une gouttière qui s'évase en une simple dépression palatine, prolongée par un sillon interorbitaire plus ou moins marqué. Cette gouttière n'existe pas chez les Varanoïdés. Elle est très courte chez les Lacertidés, les Teiidés, les Anguidés, les Caméléonidés, ainsi que chez les Gekkonidés où elle s'évase, rejoignant sa symétrique. Mieux marquée, elle tend à s'allonger chez les Iguanidés et les Agamidés du fait de la situation plus antérieure de l'ouverture choanale.

Source : MNHN, Paris

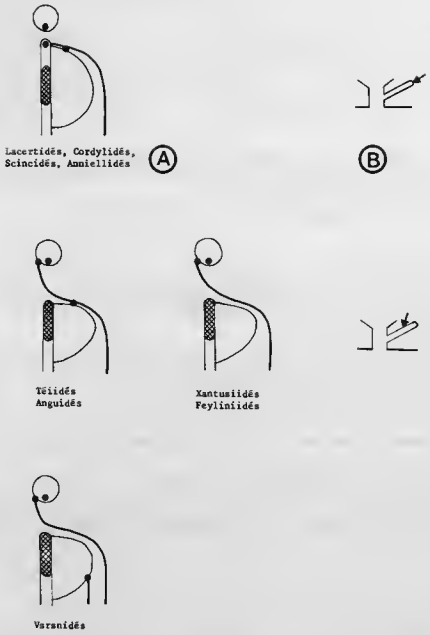


FIGURE 31. — Modalités principales de relation entre le sillon choanal, le canal de Jacobson et le canal lacrymal chez les Sauriens (suite).

Source : MNHN, Paris

L'affrontement de ses bords détermine la constitution d'une gouttière double (Teiidés, certains Scincidés, Feyliniidés, Anniellidés) ou bien impaire et médiane (Xantusiidés, nombreux Scincidés). Un véritable canal nasopharyngé n'a été décrit que chez *Typhlosaurus* (MALAN, 1946), mais celui-ci n'atteint pas le niveau de la trachée.

La réduction de la fente choanale, par affrontement de ses bords vomérien et maxillaire, traduit la position systématique. Peu importante chez les Iguaniens, les Lacertidés et les Scincidés, elle porte sur la marge antérieure chez les Teiidés, les Xantusiidés, les Anguidés et à la fois sur les marges antérieure et postérieure chez les Varanoïdés.

A l'exception des Varanoïdés et, à un moindre degré, des quelques Iguanidés et Agamidés de grande taille, essentiellement végétariens, chez lesquels l'ouverture choanale est large et la communication verticale, la fente choanale est déplacée par le recouvrement des marges. Choanes internes et choanes externes coïncident ainsi très rarement, notamment chez les formes sabulicoles ou fouisseuses. La réduction de l'ouverture choanale semble liée à la position systématique et au mode de vie. Elle s'effectue à la fois sur la marge antérieure et sur la marge postérieure chez les Teiidés, Varanidés, Iguanidés et Agamidés. Elle ne porte que sur la marge antérieure chez les Lacertidés et chez *Brookesia*.

L'orifice lacrymal postérieur se situe sur la face dorsolatérale de la fissure choanale chez les Agamidés, Iguanidés, Teiidés, Anguidés, Gekkonidés et Pygopodidés. Chez les Lacertidés, Cordylidés, Scincidés, Anniellidés et Caméléonidés, il se situe à l'extrémité de la fissure choanale, de telle sorte que la limite entre les deux structures est difficile à préciser. Il fait défaut chez les Xantusiidés, les Feyliniidés et chez *Chalcides*. La disposition des Varanidés est singulière car les orifices lacrymaux antérieur et postérieur correspondent chacun à un canal distinct.

Il convient de noter la profonde similitude qui existe entre Agamidés et Iguanidés, tant dans la disposition de la fente choanale que dans l'extension des communications lacrymonasales ou dans les modalités de réduction de l'ouverture choanale.

4. La glande nasale externe :

La glande nasale externe occupe fondamentalement la même situation chez tous les Sauriens, en position dorsolatérale par rapport au cavum, mais l'extension du conduit vestibulaire et le développement du cornet influent sur sa situation exacte. Le débouché de la glande se tient toujours à proximité de la communication des chambres antérieure et principale. Fréquemment, le conduit nasal présente un repli destiné à faciliter l'écoulement de la sécrétion nasale vers la narine. Cependant, si, chez certaines espèces (*Iguana, Sauromalas, Dipsosaurus, Ctenosaura, Uromastix*), cet écoulement s'effectue selon la pente anatomique, chez d'autres (*Uma, Holbrookia, Phrynosoma, Agama*), la disposition de la chambre antérieure est telle qu'une exhalation est nécessaire pour diriger le sens d'écoulement. Comme GABE et SAINT GIRONS (1976) chez d'autres espèces, nous n'avons toujours trouvé qu'un seul conduit excréteur. Sa situation par rapport à la glande varie en fonction de l'allongement du vestibule. Issu de l'extrémité rostrale de la glande, son trajet extraglandulaire est assez long chez les formes à vestibule court (Scincidés, Teiidés). A l'inverse, chez les formes à vestibule long, le conduit excréteur sort au niveau du quart caudal de la glande (Iguanidés du genre *Uma*, Gekkonidés et Lacertidés déserticoles).

Comme pour le cavum, il est difficile d'apprécier le volume relatif de la glande nasale. Nous nous sommes borné à le noter de 1 (faible) à 4 (grand), selon une estimation sur coupes, comme l'ont fait GABE et SAINT GIRONS (1976) (tab. 4). Parmi les espèces dépourvues de segments « striés », le développement de la glande dépend pour une large part de la position systématique. Il est faible chez les Caméléonidés et les Anguidés, moyen chez les Pygopodidés, les Cordylidés et les Anniellidés. Mais l'adaptation à la vie fouisseuse semble également intervenir : la glande est ainsi plus grande chez *Anniella* que chez les Anguidés (GABE et SAINT GIRONS, 1976). Parmi les espèces pourvues de segments « striés », le développement de la glande est étroitement lié à celui de ces segments, leur volume étant généralement supérieur, pour une même longueur, à celui des segments glandulaires classiques. La glande nasale est ainsi particulièrement développée chez les Agamidés *Uromastix* et *Leiolepis* et chez les Iguanidés *Sauromalus, Dipsosaurus, Ctenosaura, Conolophus* et *Amblyrhynchus* (DUNSON, 1969), chez lesquels les segments « striés » s'étendent à la plus grande partie des tubules.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4. — Composition cellulaire, caractères histochimiques des produits de sécrétion, caractères structuraux et développement relatif de la glande nasale externe chez les Sauriens.

Cellules 1 = cellules de la partie profonde des tubes glandulaires ; cellules 2 = cellules de la partie proximale des tubes ; M = acidité des mucines ; APS = intensité de la réaction à l'acide périodique-Schiff ; Prot. = richesse en protides décelables par la réaction du D.D.D. ou par la tétrazoréaction de Danielli ; présence de cellules à villosités apicales ou de cellules « à sels » ; diamètre tubulaire dans la portion distale (tub. gl.) et dans la portion proximale striée (tub. st.) avec parfois dilatation ampulaire du canal collecteur (coll.) ; développement relatif des segments striés (vol. tub. st./vol. total. tub.) et des tubules glandulaires (vol. tub./vol. gl.) estimé (en %) d'après l'observation de coupes sériées ; développement relatif approximatif de la glande nasale chez les différentes espèces (dévelopt. relatif gl.) noté de 1 (faible) à 4 (important).

espèces étudiées	cellules C1			cellules C2			cellules à villo. apicales	cellules à sels	diamètre tubulaire (u)		vol. tub. st. / vol. total tub. (%)	vol. tub. / vol. glande (%)	dévelopt. relatif gl. (1 à 4)
	M	APS	Prot.	M	APS	Prot.			tub. gl.	tub. st.			
Agama mutabilis	-	++	+++				+	+	80 - 100			50 - 60	1
Agama tournevillei	-	++	+++				+	+	80 - 100			50 - 60	1
Agama bibroni	-	++	+++				+	+	80 - 100			80 - 90	2
Agama agama	-	++	+++				+	+	80 - 100			80 - 90	2
Amphibolurus ornatus	-	++	+++						30 - 60	60 - 100	30 - 40	50 - 60	2
Uromastix acanthinurus	+	+++	++				+	+	30 - 40	70 - 150	70 - 80	85 - 95	4
Sceloporus poinsetti	+	±	++				+	+	20 - 30	40 - 90	50 - 60	65 - 75	2 - 3
Sceloporus magister	+	±	++				+	+	20 - 25	50 - 60	40 - 45	40 - 50	2
Sceloporus undulatus	+	±	++				+	+	25 - 40	40 - 90	45 - 50	50 - 60	2 - 3
Uta stansburiana	+	±	++				+	+	10 - 25	30 - 75	80 - 85	60 - 70	3
Uma exsul	+	±	++				+	+	15 - 30	40 - 65	50 - 80	50 - 60	3
Holbrookia maculata	+	±	+++				+	+	25 - 50	30 - 60	40 - 50	45 - 55	3
Phrynosoma modestum	+	±	+++				+	+	30 - 40	50 - 60	45 - 50	65 - 70	3
Phrynosoma cornutum	+	±	+++				+	+	30 - 40	50 - 60	45 - 55	65 - 70	3
Cophosaurus texanum	+	±	+++				+	+	20 - 40	30 - 80	50 - 60	45 - 50	3
Sauromalus obesus	+	+++	++				+	+	20 - 25	30 - 70	65 - 70	85 - 90	4
Dipsosaurus dorsalis	+	±	+++				+	+	25 - 40	70 - 120	75 - 85	80 - 70	4
Ctenosaura pectinata	+	±	+++				+	+	30 - 40	30 - 140	85 - 90	80 - 90	4
Iguana iguana	+	+++	++				+	+	15 - 20	40 - 60	75 - 80	55 - 65	3
Pisa umbra	+	±	+++	+	+++	+	+	+	40 - 60	60 - 80	10 - 15	50 - 55	1 - 2
Acanthodactylus boskianus	-	-	+++	+	+++	++		+	30 - 60	30 - 80	35 - 40	75 - 80	3
Ac. scutellatus, Ac. pardalis	-	-	+++	+	+++	++		+	20 - 30	60 - 80	45 - 50	85 - 90	3
Eremias guttulata	-	-	++	+	+++	++		+	20 - 40	50 - 80	40 - 45	80 - 85	3
E. rubropunctata, E. vuteuri	-	-	++	+	+++	++		+	20 - 40	60 - 80	45 - 50	80 - 85	3
Podarcis muralis	-	-	+++	+	+++	+		+	40 - 50	50 - 80	45 - 50	75 - 80	3
Lacerta viridis	-	-	+++	+	+++	+		+	20 - 40	25 - 100	35 - 40	45 - 50	3
Lacerta agilis	-	-	+++	+	+++	+		+	15 - 30	30 - 80	50 - 60	70 - 75	3
Lacerta vivipara	-	-	+++	+	+++	+		+	20 - 40	30 - 70	10 - 15	80 - 85	3
Chemidophorus scalaris	±	+++	+++					+	30 - 80	30 - 80	80 - 85	90 - 95	2 - 3
C. tigris, C. inornatus										500 - 700	50 (coll.)		
Ameiva ameiva	±	++	+++					+	15 - 50	15 - 50	80 - 85	70 - 75	2 - 3
										500 - 700	50 (coll.)		
Scincus scincus	+	++	++					+	30 - 60	60-300 (coll.)	50 - 55	85 - 90	3
Tiliqua rugosa	++	+++	+					+	30 - 60	80-200 (coll.)	40 - 45	90 - 95	3
Stenodactylus petrici	++	++	±	+	+++	++		+	40 - 70	40 - 110	8 - 10	55 - 60	2
Tropiocolotes tripolitanus	+	++	±	+	++	+		+	25 - 80	50 - 90	15 - 20	75 - 80	2
Tarentola neglecta, T. mauri.	+	++	±	+	+++	++		+	25 - 50	30 - 60	10 - 15	75 - 80	2
Ptyodactylus hasselquisti	+	++	±	+	++	+		+	40 - 80	60 - 100	10 - 15	75 - 80	2
Varanus griseus	+	+++	++					+	25 - 40	40 - 80	65 - 70	65 - 90	3 - 4

Source : MNHN, Paris

De plus, la composition de la glande nasale varie fortement. On peut y trouver une ou deux catégories de cellules glandulaires classiques et des cellules « à sels ». La distribution, la structure et l'origine de ces dernières étant envisagées plus en détail dans le chapitre suivant, nous nous limiterons à des observations d'ordre général résumées ci-après.

A. — Cellules glandulaires classiques :

a. Une seule catégorie cellulaire :

— mucoséreuse chez *Brookesia*, les *Anguidae* et les *Anniellidae* (GABE et SAINT GIRONS, 1976).

— mucoséreuse mais à morphologie proche des cellules séromuqueuses chez les *Iguanidae* et *Uromastix*.

— séromuqueuse chez les *Agamidae* (sauf *Uromastix*) ainsi que chez *Xantusia* (GABE et SAINT GIRONS, 1976) et chez les *Teiidae*.

— séromuqueuse ou mucoséreuse chez les *Varanidae*.

b. Deux catégories cellulaires :

— toutes deux mucoséreuses, mais l'une à morphologie voisine de celle des cellules muqueuses et à type de sécrétion assez particulier, chez les *Gekkonidae*.

— séromuqueuse et mucoséreuse chez les *Cordylidae*, *Heloderma* et *Varanus salvator* (GABE et SAINT GIRONS, 1976) et chez la plupart des *Scincidae*.

— séreuse et mucoséreuse chez les *Lacertidae*.

— séreuse et séromuqueuse chez *Lialis* (GABE et SAINT GIRONS, 1976).

B. — Cellules « à sels » :

a. Présence de segments « striés » composés exclusivement de cellules « à sels » : *Agamidae (Uromastix, Leiolepis*, certains *Amphibolurus), Iguanidae* (tous les *Iguanidae* étudiés), *Gekkonidae (Coleonyx), Xantusiidae, Lacertidae* (tous les *Lacertidae* étudiés), *Cordylidae (Gerrhosaurus), Teiidae (Cnemidophorus, Ameiva), Scincidae (Scincus), Varanidae* (sauf *Varanus salvator*).

b. Cellules « à sels » non groupées en segments « striés » : *Agamidae (Agama), Scincidae (Tiliqua).*

Le type de cellules glandulaires classiques paraît étroitement lié à la position systématique. De même, la présence de cellules à villosités apicales semble caractéristique des Iguaniens, bien que celle-ci soit à vérifier en microscopie électronique chez les Caméléonidés. Par contre, en ce qui concerne les cellules « à sels », l'influence du mode de vie ou de la position systématique est plus difficile à définir. L'existence d'une glande « à sels » paraît partiellement liée, chez les Lézards terrestres, à la position systématique (fig. 32). Les segments « striés » sont ainsi constants chez les Iguanidés, très fréquents chez les Lacertidés, les Scincidés, les Teiidés, les Varanidés et les Xantusiidés, fréquents chez les Agamidés, mais rares chez les Gekkonidés. Ils font probablement défaut chez les Caméléonidés, les Anguidés, les Anniellidés et les Hélodermatidés. Mais, comme l'ont fait remarquer GABE et SAINT GIRONS (1976), dans chaque famille, la présence et le développement des segments « striés » dépendent également, dans une certaine mesure, du mode de vie. Le rôle de la glande « à sels » est d'autant plus important que l'espèce vit dans des régions plus arides. Nous avons vu que cette relation était largement illustrée par les Iguanidés, dont les genres de forêt tropicale humide (*Anolis, Plica, Iguana*) possèdent des segments « striés » moins développés que ceux des déserts du sud-ouest des États-Unis, et par les Agamidés où les segments « striés » sont particulièrement étendus chez l'espèce saharienne *Uromastix acanthinurus*, alors qu'ils sont réduits ou absents chez les formes sud-asiatiques de climat humide. Mais cette règle est loin d'être absolue : *Agama mutabilis*, espèce déserticole vivant dans le même milieu qu'*Uromastix acanthinurus*, possède une glande nasale réduite dépourvue de segment « strié » ; la glande nasale d'*Amphibolurus ornatus*, Agamidé vivant dans les zones arides d'Australie centrale, n'en possède pas ; enfin, parmi les Gekkonidés, certaines formes déserticoles (*Coleonyx*) présentent des segments « striés »

Source : MNHN, Paris

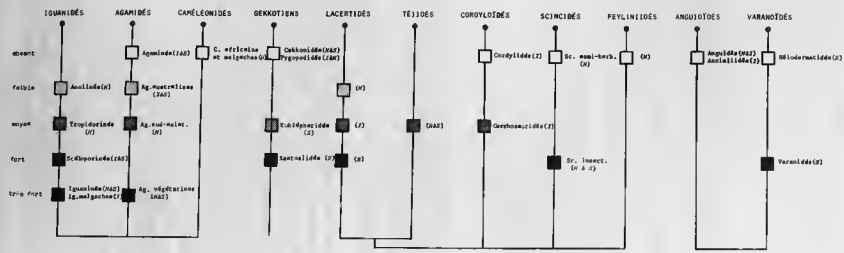


FIGURE 32. — Analyse de la « tendance » à la glande à sels chez les Sauriens, traduite par l'extension des segments striés.

□ absence de segments striés ; ▨ segments striés présents mais faiblement développés, ▩ moyennement développés, ■ fortement développés, ■ très fortement développés. Habitat : (H), climat humide, régions de forêts tempérées, subtropicales et intertropicales ; (I), climat intermédiaire, par exemple région méditerranéenne ; (S), climat sec, régions désertiques ou au moins arides.

Source : MNHN, Paris

modérément développés, alors que d'autres (*Stenodactylus, Tropiocolotes, Ptyodactylus, Tarentola*) en sont dépourvues. Il semble également que le régime alimentaire intervienne. Ainsi, *Iguana iguana*, espèce végétarienne, est pourvu d'une glande « à sels » (SCHMIDT-NIELSEN et al., 1963). De même, parmi les Agamidés, les segments « striés » sont volumineux chez *Leiolepis belliana*, espèce végétarienne de zone tropicale humide, mais moins toutefois que chez *Uromastix acanthinurus*. Aucune espèce strictement végétarienne et déserticole n'est dépourvue de segment « strié ». Il est donc possible que ces espèces tendent à posséder des glandes « à sels », sinon plus effectives, tout ou moins plus spécialisées, que les formes insectivores ou carnivores sympatriques.

Cette double relation incite à rechercher une influence de l'environnement, tant sur le plan morphologique que fonctionnel. Le développement des segments « striés » dans la glande nasale ou bien la capacité d'excrétion extrarénale d'électrolytes peut dépendre de l'intensité et de la durée des sollicitations d'ordre hydrominéral auxquelles est soumis l'animal. Cette influence de l'environnement peut s'exercer chez les formes actuelles d'une manière analogue à ce qu'ELLIS et al. (1963) ont décrit chez le Canard, mais elle peut également avoir été déterminante durant une période ancestrale et inscrite alors, d'une façon plus ou moins profonde, dans le patrimoine des familles sauriennes. Ceci pose le problème de l'origine des glandes « à sels ».

5. La capsule nasale cartilagineuse :

Les modifications de la capsule cartilagineuse reflètent celles des fosses nasales. La présence et le développement du paranasal semblent dus au recourbement d'une partie du cavum (chambre principale latérale), comme c'est le cas chez la plupart des Lézards. L'extension du pariétotectal est lié à l'allongement du conduit vestibulaire. Le nombre et la taille des fenêtres dans le toit et le degré de fermeture du plancher varient considérablement chez les Sauriens. La conque montre aussi de nombreuses variations, en taille et en forme. Les auteurs s'accordent pour reconnaître comme condition primitive la présence, chez *Sphenodon punctatus*, d'une capsule nasale plutôt complète, avec une fenestration réduite, une grande zone annulaire et des cartilages, paraseptal et ectochoanal, développés. La présence d'une large *fenestra lateralis* (comme chez les Lacertidés et les Teiidés), la fermeture incomplète de la *zona annularis*, accompagnée de la perte de la conque (comme chez les Agaminés et les Scéloporinés), la réduction du paraseptal (comme chez certains Agamidés) peuvent constituer des conditions dérivées. De même, la réduction ou la perte des commissures sphénethmoïdales (comme chez les Gekkonidés et les Caméléonidés) correspond à une spécialisation liée à la taille importante des yeux.

L'analyse comparative fait ressortir certaines caractéristiques générales, telle la disparité qui règne chez les Iguanidés et chez les Agamidés, déjà relevée au niveau du vestibule et de la chambre principale. Chez les premiers, plusieurs caractères opposent la capsule nasale des Iguaninés à celle des Scéloporinés et des Anolinés, alors que celle des Tropidurinés (*Plica*) possède des caractères appartenant aux uns et aux autres. De même, chez les seconds, les genres *Uromastix* et *Agama* se différencient par de nombreux caractères, alors qu'*Amphibolurus* occupe une position intermédiaire. A l'inverse, les Scincomorphes paraissent particulièrement homogènes, plus que les Gekkotiens. Enfin, les Varanidés se singularisent par leur morphologie capsulaire.

LA GLANDE « À SELS » DES SAURIENS

I. — VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE DE LA GLANDE « À SELS » CHEZ LES SAURIENS.

L'étude comparative précédente de la glande nasale externe met l'accent sur les variations importantes dans l'extension et dans la structure des segments « striés ». Ces observations conduisent à préciser les modalités de spécialisation fonctionnelle du tube glandulaire dans ses rapports avec la production d'une solution saline hypertonique. Bien que l'on connaisse l'ultrastructure de la glande chez un

Source : MNHN, Paris

certain nombre d'espèces (VAN LENNEP et KOMNICK, 1970 ; ELLIS et GOERTEMILLER, 1974 ; LEMIRE, 1975 ; SAINT GIRONS et JOLY, 1975 ; LEMIRE et DELOINCE, 1977 ; LEMIRE, 1978 ; SAINT GIRONS et al., 1981), cette relation n'a été abordée que timidement dans les divers travaux.

Si l'on considère uniquement la spécialisation en vue d'une élimination d'électrolytes, les données morphologiques permettent de distinguer 4 groupes parmi les Sauriens (LEMIRE et VERNET, 1981).

Chez les animaux du premier groupe, dont les plus représentatifs sont essentiellement végétariens (*Dipsosaurus dorsalis, Sauromalus obesus, Ctenosaura pectinata, Uromastix acanthinurus...*) ou marins [1], la glande nasale se caractérise par la présence de longs segments « striés » composés uniquement de cellules spécialisées dans le transfert d'électrolytes. Les segments « striés » peuvent constituer plus des 9/10e de la longueur tubulaire et, dans l'extrémité borgne du tubule, qui regroupe les quelques éléments glandulaires classiques, des cellules spécialisées, porteuses de villosités apicales, sont déjà présentes. Le revêtement des segments « striés », où cellules « claires » et « sombres » alternent plus ou moins régulièrement, a un aspect hétérogène discernable en microscopie photonique. La glande se caractérise également par l'arrangement particulier de l'extrémité proximale des segments « striés » où les cellules basales forment une assise continue et où les espaces intercellulaires se compliquent nettement. Dans ce premier groupe, la glande est donc profondément spécialisée et la fonction saline ne fait aucun doute.

La glande nasale externe du second groupe, dans lequel se rencontrent des espèces carnivores (*Varanus griseus*) ou insectivores (*Acanthodactylus boskianus, Scincus scincus, Sceloporus poinsetti, Cnemidophorus tigris...*) peut être qualifiée de « mixte ». Le tubule glandulaire est composé de cellules glandulaires classiques sur une portion distale non négligeable et de cellules spécialisées dans la région proximale, la transition entre les deux segments étant souvent courte. Les segments « striés », comme dans le groupe précédent, sont garnis exclusivement de cellules « à sels », mais, dans la majorité de nos observations, celles-ci ont un aspect semblable. La spécialisation cytologique des éléments engagés dans le transfert d'électrolytes est variable. Elle peut atteindre un niveau comparable à celui observé dans le groupe précédent ; l'augmentation du diamètre tubulaire est parfois telle que les segments « striés » représentent, en volume, plus de la moitié de la glande, en dépit de leur faible extension (chez *Acanthodactylus*). Dans ce groupe, on ne peut donc écarter, d'après les données morphologiques, l'éventualité d'une sécrétion saline hypertonique.

Dans le troisième groupe, la glande nasale externe possède encore de nombreuses cellules spécialisées, mais celles-ci sont séparées par des cellules glandulaires classiques, même au niveau de l'arbre collecteur. Il n'existe donc pas de segments « striés ». Il en va ainsi chez *Tiliqua rugosa*, espèce australienne, largement végétarienne, et chez plusieurs Agames sahariens, insectivores. Ces cellules s'apparentent aux types précédents mais témoignent généralement d'une moindre différenciation. Les Agames se singularisent en outre par la prédominance d'éléments à bordure apicale villositaire. Etant donné l'isolement de ces éléments, il semble difficile de croire qu'un tel type de glande soit capable d'élaborer un fluide plus concentré que le plasma.

Enfin, dans le dernier groupe dont font partie la plupart des Gekkonidés et les Anguidés, les cellules spécialisées font défaut : la fonction saline est donc improbable. Toutefois, il faut noter la présence de cellules dépourvues de tout granule de sécrétion, pouvant constituer une forme indifférenciée de cellule « à sels ».

Ainsi, l'adaptation fonctionnelle de la glande « à sels » des Sauriens repose à la fois sur des ajustements d'ordre quantitatif (longueur et diamètre des tubules « striés », nombre de cellules « à sels ») et d'ordre qualitatif (différenciation cytologique des éléments). Cette variabilité morphologique traduit le large potentiel évolutif de l'épithélium glandulaire dont les productions cellulaires paraissent beaucoup plus diversifiées que chez les Oiseaux ou les Tortues marines. Elle implique des variations interspécifiques importantes dans la capacité d'élimination ionique de la glande et dans les modalités de régulation de la balance hydrominérale.

L'observation d'une glande morphologiquement spécialisée ne constitue qu'une preuve indirecte de sa fonction saline et l'existence d'une sécrétion hyperosmotique n'a été démontrée que chez une

1. Seul un rapide aperçu de la structure histologique de la glande nasale d'*Amblyrhynchus cristatus* a été donné par DUNSON (1969).

Source : MNHN, Paris

dizaine de Lézards, soit par l'incidence du taux journalier d'excrétion extrarénale sur la balance ionique de l'animal, soit directement par récupération du fluide émis par la glande. Il s'agit d'espèces végétariennes, en majorité déserticoles, ou bien d'espèces littorales, appartenant au premier groupe. Dans le second groupe, si la composition de la sécrétion nasale a été déterminée chez de nombreux représentants, la capacité d'excrétion et l'incidence de cette voie d'élimination sur la balance hydrominérale n'ont été mesurées que chez un petit nombre d'espèces.

Nous avons cherché, tout d'abord, à définir les principales caractéristiques de la glande « à sels » des Sauriens, tant au niveau de l'organisation générale qu'au niveau de la spécialisation cytologique. Cette analyse comparative s'adresse essentiellement aux Lézards des deux premiers groupes. Elle porte uniquement sur les glandes d'animaux (6 à 8 selon l'espèce) soustraits depuis peu à leur milieu naturel, considérées comme représentatives de l'état fonctionnel « normal » de l'espèce. Une analyse expérimentale, menée chez *Uromastix acanthinurus*, à l'aide de surcharges vient la compléter. Nous avons alors tenté de mettre en relation certaines modifications structurales avec l'état fonctionnel de la glande et de déceler un éventuel processus d'acclimatation aux conditions de l'environnement. Enfin, la mise en place des cellules spécialisées dans le transport ionique a été analysée chez quelques embryons et nouveau-nés afin de préciser l'origine de ces cellules.

II. — Organisation fonctionnelle de la glande « à sels ».

Chez les Sauriens terrestres, la glande « à sels » présente un développement modeste (0,02 % du poids corporel chez *Sauromalus obesus* d'après Barnitt, 1972), largement inférieur à celui de la glande nasale des Oiseaux marins (0,1 % chez *Larus argentatus* d'après Schmidt-Nielsen et Fange, 1958) ou de la glande lacrymale des Chéloniens marins (0,05 à 0,1 % chez *Caretta caretta* d'après Abel et Ellis, 1966 ; 0,3 % chez de jeunes *Chelonia mydas* selon Holmes et Mc Bean, 1964). Seules, quelques espèces liées à un environnement marin, comme *Amblyrhynchus cristatus*, peuvent prétendre à un développement (0,06 % du poids corporel selon Schmidt-Nielsen et Fange, 1958) comparable. L'organisation structurale des glandes « à sels » des Lézards terrestres diffère de celle des Tortues ou des Oiseaux marins. Chez ces deux derniers groupes, la glande « à sels », glande lacrymale postorbitaire ou glande nasale, respectivement, présente un arrangement défini. Elle se compose de plusieurs lobes, une quinzaine chez *Larus argentatus* (Fange et al., 1958), jusqu'à 25, selon l'espèce, chez les Charadriiformes (Staaland, 1967), une centaine chez *Chelonia mydas* (Abel et Ellis, 1966). Chaque lobe comporte de nombreux tubules sécréteurs disposés radiairement autour d'un canal central. Chez les Oiseaux marins, comme chez les Tortues, la majeure partie des tubules sécréteurs est tapissée par des cellules spécialisées dans le transport ionique, le fond par des éléments plus petits, dépourvus de produit de sécrétion, à fonction génératrice. Dans chaque lobe se distinguent ainsi un cortex et une medulla. Les canaux centrolobulaires et l'arbre collecteur comportent un épithélium pluristratifié simple (Oiseaux) ou à élaboration mucoïde (Chéloniens).

Chez les Sauriens, la glande « à sels » présente un aspect désordonné dû au parcours sinueux des tubules et à la position quelconque de leurs extrémités borgnes dans l'organe. La longueur des tubules varie au sein d'une même glande et il n'est pas possible de distinguer une zonation, bien que l'organisation rayonnante de la glande s'y prête théoriquement. Cette dernière est en outre fréquemment perturbée par le déplacement du hile excréteur, consécutif aux importantes variations morphologiques du vestibule. L'organisation n'apparaît que chez certains Iguanidés (*Sauromalus, Ctenosaura, Iguana* et vraisemblablement *Amblyrhynchus*), où le parcours des tubules est plus rectiligne et où les segments distaux atteignent tous la périphérie de l'organe. Dans ces glandes, le tissu conjonctif est généralement abondant. Cependant, chez d'autres espèces (*Uromastix, Dipsosaurus, Varanus*) pourvues d'une glande « à sels » particulièrement développée, aucune zonation n'est discernable ; les extrémités borgnes des tubules se rencontrent à n'importe quel niveau et le tissu conjonctif est réduit.

La glande « à sels » des Sauriens diffère également par la dualité fonctionnelle de ses tubules sécréteurs. Chaque tubule comporte deux régions histologiquement distinctes : une portion borgne où les cellules à élaboration glandulaire classique dominent et une portion proximale caractérisée par la

Source : MNHN, Paris

présence des cellules « à sels ». Contrairement aux Tortues et aux Oiseaux marins, le revêtement du tubule sécréteur se continue dans l'arbre collecteur. Chez les Lézards, tout ou partie du système collecteur peut donc, soit intervenir dans la production primaire d'un fluide salin, soit modifier secondairement la composition du fluide émis par les tubules.

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous pouvons seulement dire que l'existence de nombreuses cellules « à sels » et leur regroupement dans des portions tubulaires spécialisées, les segments « striés », paraissent indispensables à la production d'une solution saline hypertonique. En effet, les espèces chez lesquelles une telle sécrétion a été recueillie, soit spontanément, soit après surcharges expérimentales, possèdent toutes des segments « striés » garnis exclusivement de cellules « à sels ». Cependant, l'inverse ne semble pas toujours vrai, la présence de telles cellules, voire celle d'importants segments « striés », par la taille, ne prouvant pas que la glande joue un rôle effectif de glande « à sels ».

Ainsi, chez *Dipsosaurus dorsalis, Sauromalus obesus* et *Uromastix acanthinurus*, qui possèdent une glande nasale externe développée, munie d'un grand nombre de segments striés et dont les cellules « à sels » garnissent la majeure partie des tubules, le rôle osmorégulateur de la glande nasale a été démontré à plusieurs reprises (MINNICH, 1970 ; NAGY, 1972 ; LEMIRE et al., 1982). A l'encontre, chez *Agama mutabilis*, nous n'avons pu observer une élimination nasale d'électrolytes, même après des surcharges salines, alors que des cellules spécialisées sont présentes. De même, *Tiliqua rugosa* montre une incapacité osmorégulatrice au moins partielle. Il semble donc qu'un étroit mélange de cellules glandulaires classiques et de cellules « à sels » ne permette pas de produire un fluide très hypertonique, même lorsque ces espèces sont soumises à de fortes contraintes de la part de leur environnement. Enfin, chez certains Lézards de climat tempéré, dont la glande est pourvue, en proportion non négligeable, de segments « striés », le rôle effectif de la glande dans l'élimination électrolytique paraît douteux. C'est le cas par exemple de *Lacerta viridis* chez lequel GERZELLI (1967) et GERZELLI et DE PICEIS POLVER (1970) n'ont pu mettre en évidence de sécrétion saline. En fait, nous avons pu obtenir, après des injections de NaCl (1 mM/100 g P.C.), une élimination d'électrolytes chez cette espèce, mais celle-ci s'avère incapable de compenser la surcharge.

Ceci suggère que les processus évolutifs, qui conduisent, chez les Sauriens, à la constitution d'une glande « à sels », requièrent un accroissement numérique et un regroupement des cellules spécialisées dans le transfert ionique, mais aussi une différenciation particulière de ces éléments. Cette hypothèse incite à rechercher, sur le plan morphologique et fonctionnel, d'une part, une spécialisation graduée de la glande nasale selon les espèces, en relation avec les contraintes extérieures, d'une manière analogue à ce que STAALAND (1967) a observé chez les Oiseaux marins et, d'autre part, des variations en rapport avec l'acclimatation à un environnement hypertonique, soit chez l'adulte, soit pendant les premiers jours de la vie. De telles modifications anatomofonctionnelles ont été clairement démontrées dans la glande nasale des Oiseaux, elles reposent avant tout sur des changements cytologiques, mais existent-elles chez les Sauriens ? L'étude, comparative et expérimentale, en fournira un aperçu, tout en permettant de définir les principales caractéristiques de l'élément excréteur de la glande nasale des Lézards, la cellule « à sels ».

III. — STRUCTURE DES CELLULES « À SELS ».

Si nos observations confirment bien l'identité fondamentale des cellules « à sels » chez tous les Lézards qui en possèdent, elles font également apparaître des variations que l'on est tenté de rattacher à la fonction électrolytique variable de la glande.

Un type cellulaire se révèle largement dominant chez les Sauriens présentant une glande « à sels » efficace, la cellule « principale » des auteurs anglo-saxons, correspondant à ce que nous avons nommé, pour simplifier, cellule « à sels ». Ce type, impliqué incontestablement dans le transfert ionique, caractérise le segment tubulaire « strié ».

Source : MNHN, Paris

a. Cellule principale :

La cellule principale est caractérisée, comme la plupart des éléments transportant activement des électrolytes, par l'énorme extension de la surface membranaire d'absorption et par son important équipement mitochondrial. L'extension membranaire se réalise à la faveur de nombreux replis qui indentent les parois latérales de la cellule et s'enchevêtrent avec les digitations de la cellule voisine. Ceux-ci délimitent des espaces intercellulaires complexes qui sont encore compliqués par la présence d'expansions cytoplasmiques basales, émises plus fréquemment par les cellules sombres, qui s'immiscent entre les cellules ou viennent s'accoler contre la lame basale. Ces prolongements prennent souvent des allures filiformes et sont eux aussi hérissés de replis membranaires latéraux. A l'approche de l'apex, les replis sont moins développés. Un système de jonction terminale, incluant une *zonula occludens*, empêche la libre communication entre l'espace intercellulaire et la lumière du tubule. Les mitochondries, d'assez grande taille, souvent allongées, à matrice dense, occupent une large part du cytoplasme.

Nous avons tenté, à l'aide des documents ultrastructuraux, d'estimer la différenciation cellulaire chez quelques espèces représentatives. Le rapport surface d'absorption/surface d'excrétion varie de 1100 à 2400 selon l'espèce et, à un moindre degré, selon la portion tubulaire. Les variations interspécifiques sont dues à l'augmentation du diamètre du segment « strié », mais aussi à la présence de nombreux prolongements filiformes, sortes de boyaux orientés perpendiculairement à la membrane basale, si bien que le tiers de la cellule est largement morcelé par des espaces particulièrement complexes. Cette situation observée chez *Varanus griseus* ou *Acanthodactylus boskianus* évoque celle décrite chez les Oiseaux marins (KOMNICK, 1963 ; ERNST et ELLIS, 1969), quoique les mitochondries soient moins étroitement associées aux plicatures. Elle peut être regardée comme une forme ultime de différenciation cellulaire chez les Sauriens, mais, curieusement, elle ne s'observe pas nécessairement chez les formes possédant de longs segments « striés ». Elle ne s'accompagne pas non plus d'une augmentation significative de l'équipement mitochondrial. A l'opposé, chez les espèces à cellules « à sels » peu différenciées, comme *Tiliqua rugosa* (SAINT GIRONS et al., 1977), ces éléments n'occupent guère, du fait de leur petite taille et malgré leur nombre double de celui des cellules mucoséreuses, que le tiers du volume épithélial. Leurs membranes plasmiques montrent peu de replis et leur équipement mitochondrial se réduit. La glande « à sels » n'a plus alors de fonction effective. Par contre, nous y avons constaté la différenciation progressive des cellules « à sels » depuis la partie borgne des tubes où elles sont comprimées par les cellules glandulaires classiques jusqu'à la partie moyenne des tubes où elles occupent un plus grand volume et acquièrent des prolongements basaux et des replis membranaires latéraux. Un tel phénomène s'observe également chez *Varamus griseus* où les cellules « à sels » acquièrent une spécialisation plus poussée et plus rapide. Par contre, chez *Agama mutabilis* ou *A. bibroni*, aucune variation n'est sensible.

La distinction entre cellules « claires » et « sombres » paraît plus marquée chez les espèces végétariennes et s'observe surtout au niveau tubulaire moyen. Elle semble liée aux conditions d'hydratation du cytoplasme face aux fixateurs employés : la diminution du volume de certaines cellules affecte peu le nombre absolu des organites qui s'y trouvent de ce fait plus concentrés. Comme il existe de nombreux aspects intermédiaires, VAN LENNEP et KOMNICK (1970) pensent qu'il s'agit de stades différents d'un cycle fonctionnel. Cette interprétation est renforcée par le fait que la dualité cellule « claire » — cellule « sombre » n'existe pas chez tous les Lézards, ni même chez tous les individus d'une même espèce. Une relative homogénéité de tout ou partie du segment « strié » pourrait traduire l'existence d'une glande à sels « potentielle » (LEMIRE et DELOINCE, 1977) ou bien le fonctionnement synchrone du revêtement tubulaire (LEMIRE, 1978). Malheureusement, chez les individus capturés en milieu naturel, il est difficile de rattacher les aspects morphologiques à un état fonctionnel nécessairement mal défini. L'observation d'individus soumis expérimentalement à des surcharges fournit sur ce point des éléments plus décisifs.

En outre, la dualité cellule « claire » — cellule « sombre » s'estompe généralement dans la portion proximale du tubule chez les espèces végétariennes. A ce niveau, leur nombre étant plus élevé, les cellules principales sont hautes et étroites ; leur aspect rappelle beaucoup plus celui des cellules « sombres ». L'importance du système d'interdigitations latérales est manifeste. Les replis membranaires

Source : MNHN, Paris

s'orientent tangentiellement à la paroi latérale dans les tiers moyen et apical de la cellule, alors que le tiers basal développe un grand nombre de prolongements cytoplasmiques hérissés de replis transversaux. Parmi les espèces étudiées, c'est chez *Dipsosaurus dorsalis* que l'extension de la surface d'absorption paraît la plus poussée.

b. Cellules à bordure apicale villositaire :

Un second type de cellule « à sels » est particulier aux Iguaniens. Il s'agit d'éléments à bordure apicale villositaire ou « tuft cells » des auteurs anglo-saxons. Ces cellules se rencontrent à l'extrémité borgne du tubule, disséminées parmi les cellules glandulaires classiques, excepté chez *Agama* où elles s'observent à n'importe quel niveau tubulaire. Si elles possèdent les mêmes caractéristiques que les cellules principales, celles-ci paraissent moins accusées. Leurs replis latéraux sont nettement moins fournis. Elles émettent quelques prolongements cytoplasmiques mais leur extension est réduite. Ces cellules présentent aussi des aspects rappelant ceux des cellules principales, « claires » ou « sombres ». Elles possèdent en outre une bordure apicale de longues villosités, d'où leur dénomination. La disposition de cette touffe apicale est telle qu'elle peut permettre la réalisation d'un gradient de concentration comparable à celui obtenu au niveau des espaces séparant les cellules principales de la portion tubulaire « striée ». On ne peut donc écarter une intervention de ces cellules dans l'élaboration ionique.

c. Cellules basales :

Les cellules basales, abondantes lorsque la glande nasale externe possède de longs segments « striés », donnent au revêtement tubulaire proximal son aspect particulier, notamment chez *Dipsosaurus dorsalis*, mais elles s'observent aussi, de place en place, dans les segments intermédiaire et distal. Par contre, elles sont moins fréquentes dans les glandes nasales pourvues de courtes portions « striées ». Ces cellules jouent vraisemblablement le rôle d'éléments de remplacement. La présence occasionnelle de prolongements cytoplasmiques basaux peut être interprétée comme un début de différenciation. Par contre, la rareté des formes intermédiaires suggère un taux de remplacement très réduit, ce qui est confirmé par les injections de thymidine tritiée. Les radio-autographies ne montrent, passé un délai de 72 heures, qu'un faible pourcentage de cellules marquées chez *Uromastix acanthinurus*, au niveau tubulaire proximal comme au niveau distal.

L'analyse morphologique met l'accent sur la présence, dès les premiers stades du développement de la glande, de cellules basales en nombre décroissant, depuis l'ouverture dans le vestibule jusqu'à l'extrémité borgne du tubule. Or ces cellules se retrouvent en grand nombre dans certaines espèces, chez l'adulte. Elles s'observent également dans les portions, centrales uniquement, des tubules sécréteurs de la glande lacrymale des Tortues marines (ABEL et ELLIS, 1966). Ces cellules, correspondant vraisemblablement à des éléments de remplacement, pourraient constituer une « réserve », utilisée dans le développement particulier de la portion tubulaire proximale chez les Lézards végétariens. A l'encontre des Oiseaux, l'évolution pourrait donc être double chez les Sauriens pourvus d'une glande « à sels », où l'on peut déceler deux modes de développement, l'un, centripète, s'exerçant surtout pendant la période embryonnaire, l'autre, centrifuge, se prolongeant tardivement.

IV. — RELATIONS STRUCTURE-FONCTION.

Des corrélations ont été recherchées chez certains Lézards tels que les grands Iguanidés *Amblyrhynchus, Conolophus, Ctenosaura, Sauromalus*, dont les taux d'excrétion varient nettement. Les observations morphologiques suggèrent que la capacité excrétrice est déterminée, chez les Reptiles, par le volume des tubules intervenant activement dans le transport d'électrolytes. Les animaux qui présentent la plus forte capacité (Tortues marines, Iguane marin) ont la glande « à sels » la plus développée. Chez les Tortues marines (jeunes *Chelonia mydas* ; HOLMES et MC BEAN, 1964), cette relation est reflétée par l'augmentation de la taille de la glande, par comparaison avec les espèces terrestres. Cependant,

Source : MNHN, Paris

chez les Tortues d'estuaire telle *Malaclemys terrapin* (COWAN, 1974), les Lézards terrestres tels *Sauromalus obesus* (BARNITT, 1972) et *Uromastix acanthinurus* ou les Serpents marins tel *Pelamis platurus* (DUNSON et DUNSON, 1975), l'effet d'une surcharge ionique est très limité. L'encerclement de la glande par une capsule cartilagineuse, fréquent chez les Sauriens, pourrait constituer un facteur limitant son expansion, alors qu'une localisation supra-orbitaire, comme chez les Oiseaux, serait plus propice à son développement.

Par contre, il semble exister une relation entre les taux maximaux d'excrétion journalière et la différenciation cytologique. Ainsi, parmi les Lézards terrestres, la spécialisation paraît plus poussée, au niveau tubulaire proximal, chez *Dipsosaurus dorsalis* que chez *Uromastix acanthinurus* et le taux d'excrétion supérieur dans les mêmes conditions expérimentales (LEMIRE et al., 1980). Cependant, chez les Lézards marins, à forte capacité d'excrétion (*Amblyrhynchus cristatus*), la spécialisation cellulaire ne semble pas atteindre, d'après les microphotographies produites par DUNSON (1969), un niveau fondamentalement différent. Le nombre de cellules « à sels » pourrait donc également intervenir directement, comme chez les Oiseaux.

Un certain nombre de caractéristiques structurales sont communes aux divers types de cellules excrétrices d'électrolytes : extension de la surface membranaire d'absorption, importance de l'équipement mitochondrial, haut niveau d'activité enzymatique et présence d'hydrolases spécifiques liées au transport ionique actif, mais la spécialisation membranaire revêt des aspects variés selon l'origine zoologique. Les replis de la paroi cellulaire sont latéraux dans la glande nasale des Sauriens, comme dans la glande lacrymale des Chéloniens (ABEL et ELLIS, 1966). Ils sont à la fois basaux et latéraux dans la glande rectale des Sélaciens (DOYLE, 1962 ; BULGER, 1963, 1965 ; KOMNICK et WOHLFARTH-BOTTERMANN, 1966), dans la glande postanale du Coelacanthe (LEMIRE et LAGIOS, 1979) et dans la glande nasale des Oiseaux (ELLIS et al., 1963 ; KOMNICK, 1963, 1965 ; ERNST et ELLIS, 1969). La spécialisation atteint un état d'achèvement chez les Oiseaux où les invaginations membranaires vont jusqu'à envahir la plus grande partie de la cellule et où les mitochondries leur sont étroitement associées. Cependant, VAN LENNEP et KOMNICK (1970) ont montré que l'amplification des surfaces membranaires était d'un même ordre de grandeur chez les différentes formes étudiées. Ni l'origine différente des glandes, ni la composition ionique ou la concentration de la sécrétion ne semblent donc intervenir significativement dans la structure des cellules « à sels ».

L'intervention possible, dans le transport d'électrolytes, d'un second type d'éléments spécialisés, la cellule à bordure apicale villositaire, a été proposé par ELLIS et GOERTEMILLER (1974). Pour ces auteurs, sa présence chez les Lézards en fait le principal responsable de l'élimination de potassium, caractéristique de ce groupe, car ce type cellulaire fait défaut dans la glande nasale des Oiseaux, laquelle produit spécifiquement du NaCl. En fait, nous avons vu que l'élimination préférentielle du potassium ou du sodium chez les Lézards reposait essentiellement sur les cellules principales dont l'apparence ultrastructurale variait en fonction des divers stades fonctionnels. Les cellules à bordure villositaire ne sont qu'en petit nombre chez les Iguanidés ou Agamidés végétariens excrétant de grandes quantités de potassium. Elles font même défaut chez les Teïidés, dont la glande élimine spontanément un fluide plus concentré en potassium qu'en sodium (diverses espèces de *Cnemidophorus*, MINNICH, 1979) et chez les Varanidés dont le taux d'excrétion journalier de potassium est loin d'être négligeable. De même, les glandes « à sels » d'Oiseaux terrestres tels que *Struthio camelus* (SCHMIDT-NIELSEN et al., 1963 ; CLOUDSLEY-THOMPSON et MOHAMED, 1967) éliminent des quantités appréciables de potassium et en sont dépourvues. Toutefois, par leur important équipement mitochondrial et par la présence d'ATPase Na-K dans les digitations apicales, nous ne pouvons éliminer toute intervention de ces cellules dans la production du fluide salin. Mais leur rôle reste énigmatique, surtout si l'on considère leur présence presque exclusive dans le genre *Agama*. Elles pourraient correspondre à une forme de spécialisation particulière, acquise chez les Iguaniens, destinée à transporter des électrolytes dans un environnement constitué de cellules glandulaires classiques diverses, par opposition à l'environnement « homogène », propre aux segments « striés ».

Les ions peuvent être transférés des capillaires dans la lumière de la glande nasale, soit au travers des cellules principales, soit par l'intermédiaire des espaces intercellulaires. L'extension de ces espaces et leur fermeture par un système de jonction apicale constituent un dispositif commun à divers

Source : MNHN, Paris

épithéliums sécrétant des électrolytes et jouent un rôle essentiel dans les mécanismes responsables de l'excrétion hypertonique. Nos observations, comme celles d'autres auteurs (VAN LENNEP et KOMNICK, 1970 ; SAINT GIRONS et JOLY, 1975), rapportent la présence, tant au niveau des segments « striés » qu'au niveau tubulaire distal, d'un complexe jonctionnel incluant une *zonula occludens* et une *zonula adhaerens*. Les *zonulae occludentes* ou « tight junctions » sont considérées classiquement comme interdisant la voie de passage paracellulaire aux électrolytes et à l'eau. Cependant, des études récentes (RIDDLE et ERNST, 1979), à l'aide de « freeze fracture », ont montré que la *zonula occludens* des Oiseaux ressemblait aux jonctions épithéliales connues pour être perméables aux ions. Des modalités de sécrétion ont été suggérées faisant intervenir les mouvements paracellulaires (ERNST et MILLS, 1977, 1980). Des variations des espaces intercellulaires interviennent généralement durant les processus d'excrétion. Une corrélation entre la largeur des espaces et le volume de fluide transporté par l'épithélium a ainsi été observée au niveau de la vessie (KAYE et al., 1966 ; WIEDNER et WRIGHT, 1975 ; SPRING et HOPE, 1979) ou du rein (SCHMIDT-NIELSEN et DAVIS, 1968). Dans la glande nasale, le volume des espaces intercellulaires s'accroît, chez *Uromastix acanthinurus*, lors des surcharges en NaCl ou en KCl, tant au niveau tubulaire proximal que distal. A l'inverse, lorsque la glande est peu active, les espaces se réduisent considérablement. Il est difficile, sur du matériel fixé, d'argumenter sur de telles variations, sensibles avant tout à de nombreux facteurs externes : il semble que celles-ci ne dépendent pas uniquement de l'osmolarité des cellules principales, mais traduisent le fonctionnement de la glande. Par ailleurs, sur une même glande, les espaces sont généralement plus larges au niveau proximal que distal. De telles variations ont également été observées chez *Sauromalus obesus* (BARNITT, 1972).

Le système Na-K-ATPasique est classiquement considéré comme une pompe à sodium. Bien que les données concernant les Reptiles soient encore fragmentaires, la teneur en ATPase Na-K paraît d'un niveau élevé (3 à 5 μ M PO^4/mg P.F./h., d'après DUNSON et DUNSON, 1979), comparable à celui mesuré dans la glande nasale des Oiseaux (BONTING et al., 1964), la glande rectale des Sélaciens (BONTING, 1966) ou la glande postanale du Coelacanthe (GRIFFITH et BURDICK, 1976). Il est intéressant de constater que ces niveaux sont similaires, alors que les taux d'excrétion différent considérablement entre ces groupes. La géométrie ultrastructurale aurait donc un rôle limité dans le processus de transfert ionique, l'activité ATPasique également. Ainsi, COWAN (1974, 1981) n'observe aucun changement dans l'activité spécifique de la K-NPPase durant l'acclimatation à l'eau de mer ou à des surcharges chez *Malaclemys terrapin*. Selon cet auteur, les mécanismes biochimiques nécessaires à l'élaboration ionique seraient maintenus dans un état de « prédisposition », ce qui explique la capacité de réponse immédiate et la qualité constante de celle-ci chez les individus adaptés pourtant à différentes salinités, prédisposition correspondant à l'habitat euryhalin de cette Tortue. Chez le Serpent marin *Pelamis platurus*, l'activité ATPasique ne semble pas devoir varier non plus (DUNSON et DUNSON, 1975). Chez *Uromastix acanthinurus*, l'absence de variation significative après surcharge ne nous paraît pas déterminante, étant donné l'extrême variabilité de la condition physiologique des individus, mais il est possible que l'ATPase Na-K ait atteint un seuil d'activité correspondant à la pleine différenciation des cellules. Par contre, chez *Lacerta viridis*, une activité Na-K ATPasique, décelable histochimiquement, n'apparaît qu'après surcharges salines (GERZELLI et DE PICEIS POLVER, 1970). Ce fait témoigne, pour ces auteurs, de la mise en route de l'activité spécifique de la glande nasale, qu'ils considèrent comme « incomplètement spécialisée » chez cette espèce. En fait, nos observations morphologiques montrent que la spécialisation cytologique paraît bien avancée chez *Lacerta viridis* et comparable à celle relevée chez les Lacertidés désertícoles (*Acanthodactylus*) ou chez les Varanidés, dont les taux d'excrétion ionique peuvent rivaliser avec ceux mesurés chez les espèces herbivores. Il serait donc intéressant de reprendre les expérimentations de GERZELLI et DE PICEIS POLVER et de poursuivre les investigations chez ces espèces qui présentent incontestablement des phases de repos de la glande « à sels ».

De nombreux modèles ont été avancés pour expliquer les modalités biochimiques de transport des électrolytes. Quoique l'ultrastructure des cellules soit comparable dans les différents groupes porteurs de glandes « à sels » actives et bien que les différences de concentration en sodium et en potassium des fluides baignant les deux pôles, apical et basal, des cellules soient assez proches, il semble qu'on ne puisse actuellement concilier toutes les données obtenues par un seul mécanisme, commun aux divers types de glandes, ou tout au moins que de nombreux points de controverse subsistent. Les Verté-

Source MNHN, Paris

brés utiliseraient plusieurs combinaisons de systèmes de transport (pompes à sodium, à potassium et/ou à chlorures) et des perméabilités différentes pour sécréter des solutions voisines (KIRSCHNER, 1980). Aucune étude n'a été effectuée jusqu'à présent sur le mécanisme biochimique de sécrétion des glandes « à sels » des Reptiles et le modèle proposé pour la glande nasale des Oiseaux leur est généralement appliqué. Dans ce modèle, l'ATPase Na-K couvrant les membranes basales et latérales (latérales exclusivement chez les Reptiles) fonctionne seulement pour maintenir des teneurs normales en sodium et en potassium dans les cellules et dans les espaces intercellulaires, la concentration en sodium intervenant à la membrane apicale (pompe électrogénique). Selon une alternative, proposée par ERNST et MILLS (1977), la pompe à sodium basolatérale serait orientée pour éliminer le sodium depuis la cellule vers l'espace intercellulaire et la sécrétion de NaCl dépendrait alors d'un mouvement paracellulaire de sodium. L'application de l'un ou l'autre de ces modèles à la glande nasale des Lézards requiert encore l'acquisition de nombreuses données, notamment la mesure des potentiels électriques à travers l'épithélium glandulaire et des concentrations intra- et extra-cellulaires en Na^+, K^+ et Cl^-.

En outre, une question importante reste posée. En effet, si un système similaire à celui des Oiseaux opère vraisemblablement chez les Tortues marines ou chez les Lézards marins ou côtiers, produisant également du NaCl, comment la glande nasale des Lézards terrestres produit-elle un effluent riche en potassium ? L'on peut penser que les cellules principales contenant de l'ATPase Na-K possèdent une pompe électrogénique à potassium sur la paroi apicale et fonctionnent d'une manière identique aux cellules de la glande nasale des Oiseaux marins. Mais qu'advient-il lorsque la glande de ces Lézards excrète préférentiellement du sodium au lieu du potassium ? Notre étude expérimentale montre que le même type cellulaire semble responsable de la variabilité de la sécrétion. L'aspect homogène des segments « striés » traduirait la prédominance du sodium dans la sécrétion. A l'inverse, la production d'un fluide riche en potassium s'accompagne d'aspects variés, indiquant un fonctionnement asynchrone des cellules principales. Certaines tournent-elles alors leur production vers le potassium plutôt que vers le sodium ? Cette osmolarité variable des cellules principales, révélée par les méthodes de fixation en microscopie électronique, mériterait d'être vérifiée par des techniques plus précises, employant par exemple des électrodes intracellulaires. Les variations qualitatives de la sécrétion peuvent également être réglées lorsque le fluide franchit l'arbre collecteur de la glande. Or, si la disposition de la portion tubulaire proximale diffère chez certaines espèces végétariennes, indiquant une telle possibilité, il n'en va pas de même chez d'autres Lézards dont la glande est pourtant capable de faire varier la composition de sa sécrétion.

HYPOTHÈSES PHYLOGÉNÉTIQUES

Si l'analyse des caractères anatomiques des fosses nasales et de leurs annexes nous a permis de classer la plupart des espèces de Sauriens étudiées à ce jour, certains d'entre eux revêtent une valeur particulière car ils permettent de dépasser le cadre de la simple systématique. RENOUS (1979, 1980), appliquant des principes cladistiques, a tenté d'établir de nouveaux rapports entre les divers groupes de Sauriens, à partir de l'organisation nerveuse ou musculosquelettique des membres. De même, MOODY (1980) a proposé une révision des Agamidés, à partir de l'interprétation cladistique de 143 caractères morphologiques. Au niveau des structures nasales, deux caractères seulement semblent avoir une valeur phylétique : la disposition du sillon choanal et ses rapports avec le canal lacrymal d'une part, la présence de segments « striés » dans la glande nasale externe d'autre part, et leur répartition permet d'envisager des rapprochements ou des séparations entre les familles (tab. 5).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 5. — Analyse des principaux caractères des structures nasales des Sauriens :

« tendance » à la glande à sels faible □ (aucune espèce étudiée à ce jour porteuse de segments striés) à forte ■ (toutes les espèces étudiées présentant des segments striés) ; modalités de relations lacrymonasales, morphologie vestibulaire et morphologie de la capsule nasale et du cavum (les affinités sont traduites par des symboles géométriques indentiques) ; (--) disposition ou structure encore mal définie.

			glande à sels	relations lacrymo-choanales	morphol. vestib.	morphol. capsule & cavum
Iguaniens	Iguanidés	*Iguaninés*	■	■	S	◍
		Tropidurinés	◪	■	⌐	◉
		Sceloporinés	■	■	⌐	◉
		Basilicinés	--	--	..	--
		Anolinés	◪	▦	⌐	◉
		Iguanidés malgaches	■	■	S	◉
	Agamidés	*Uromastix, Leiolepis*	■	■	S	▥
		Agama	◪	■	⌐	▤
		Agamidés australiens	◪	■	⌐	▤
		Agamidés asiatiques	◪	■	⌐	▤
	Caméléonidés		□	□	S	régressé
Gekkotiens	GekkonoÏdés	*Gekkonidés*	□	●	⌐	▲
		Sphaerodactylidés	--	--	--	--
		Eublépharidés	■	●	⌐	△
		Uroplatidés	--	--	--	--
	PygopoÏdés	*Pygopodidés*	□	●	⌐	▲
	XantusioÏdés	*Xantusiidés*	■	▲	⌐	▼
Scincomorphes	ScincoÏdés	*Scincidés*	◪	△	⌐,⌐	◆
		Feyliniidés	□	▲	⌐	◆
	CordyloÏdés	*Cordylidés*	□	△	⌐	◆
		Gerrhosauridés	■	△	⌐	◆
	LacertoÏdés	*Lacertidés*	■	△	⌐	◆
		Téiidés	■	▲	⌐	◈
Anguimorphes	AnguioÏdés	*Anguidés*	□	▲	⌐	▬
		Anniellidés	□	△	⌐	▭
		Xénosauridés	--	--	..	--
	VaranoÏdés	*Helodermatidés*	□	★	..	--
		Lanthanotidés	--	--	--	--
		Varanidés	◪	★	⌐,∩	☆

Source : MNHN, Paris

1. — CONFRONTATION DES « TENDANCES » OBSERVÉES AU NIVEAU DES FOSSES NASALES AVEC LES HYPOTHÈSES PHYLOGÉNÉTIQUES NOUVELLES.

C'est dans l'infra-ordre des Iguaniens que nous possédons le maximum de données sur les fosses nasales, bien que des informations fassent encore défaut sur quelques Iguanidés (*Basiliscus*) et sur plusieurs Agamidés sud-asiatiques. L'analyse précédente met en valeur certains faits qui apparaissent également dans les hypothèses phylogénétiques nouvelles. Ainsi, les travaux de MOODY (1980) placent les deux genres *Uromastix* et *Leiolepis* nettement à part des autres Agamidés et proches de l' « ancêtre » de la famille. Or, par la morphologie particulière des fosses nasales, rappelant celle des Iguanidés, par la possession d'une glande « à sels » fortement spécialisée et par les modalités de relation lacrymochoanale, ces deux genres s'isolent également des autres formes d'Agamidés. Un autre fait intéressant est la place des Agaminés (*Agama, Trapelus, Stellio*) en position « terminale » dans l'évolution phylétique. Or, les formes africaines que nous avons étudiées se singularisent toutes par la structure histologique particulière de leur glande nasale. Les radiations considérées comme intermédiaires, telles que les Agamidés terrestres d'Australie (*Amphibolurus, Diporiphora...*) ou les Agamidés plus diversifiés, essentiellement arboricoles, des régions tropicales du sud asiatique ou d'Orient (*Otocryptis, Cophotis, Ceratophora...*) possèdent une glande nasale munie de segments « striés » typiques mais d'extension variable. Selon cette hypothèse phylogénétique, l'ancêtre primitif du groupe serait porteur d'une glande « à sels ». L'espèce polytypique *Uromastix acanthinurus*, d'expansion récente, aurait relativement peu évolué sur ce point, bien qu'elle soit l'une des plus spécialisées sur les plans écologique et éthologique.

Les similitudes relevées au niveau des structures nasales entre Agamidés et Iguanidés incitent à penser que ces deux familles peuvent représenter des radiations parallèles de Lézards diurnes, utilisant principalement la vision dans la recherche alimentaire ou le comportement social et habitant des milieux terrestres ouverts. Ces radiations seraient issues, sinon d'une même fraction, du moins de deux fractions voisines de la population ancestrale. Parmi les Iguanidés, les Iguaninés, proches d'*Uromastix* par plusieurs caractères, seraient alors les formes les plus primitives. Les Iguanidés malgaches, par la forme de leur vestibule et la possession d'une glande « à sels », se rattachent incontestablement à cette radiation primitive. On peut aussi y relier les Caméléonidés, proches par les modalités de relation lacrymonasales et par l'attache dorsolatérale de leur vestibule en S, mais différents par l'absence de segments « striés » dans la glande nasale ; la perte du caractère « glande à sels », de même que la simplification de la capsule cartilagineuse, peut être liée à leur engagement dans la voie de l'arboricolisme.

A l'inverse, les caractères des structures nasales font ressortir une disparité chez les Iguanidés. Les Anolinés se singularisent des Iguaninés et des Scéloporinés par une tendance à la perte des segments « striés » et par des modifications du sillon choanal. Certains Tropidurinés (*Plica*) occuperaient, d'après leur anatomie nasale, une position intermédiaire. Ces faits peuvent être mis en relation, selon les hypothèses biogéographiques actuelles, avec une origine différente de ces formes.

Cette analyse, menée chez les Iguaniens, confirme le caractère conservateur de certaines dispositions nasales (relations lacrymochoanales, forme et attache du vestibule) et tend à révéler le caractère ancestral des segments « striés » dans la glande nasale externe. Si l'on applique un raisonnement analogue aux autres infra-ordres, les deux caractères opposent Gekkonidés et Xantusiidés parmi les Gekkotiens. Les premiers se singularisent par la large communication entre la fente choanale et la lumière de l'organe de Jacobson, les seconds, qui ont une glande « à sels », présentent au contraire une disposition proche de celle des Teiidés. Parmi les Scincomorphes, la disposition lacrymonasale fait ressortir l'originalité des Feyliniidés, mais également celle, moins souvent retenue, des Teiidés. Une disjonction du même ordre existe entre Anniellidés et Anguidés parmi les Anguioïdés. Le caractère « présence de segments striés » se retrouve chez tous les Lacertidés et Teiidés mais n'existe pratiquement plus chez les Gekkotiens, ni chez les Anguioïdés. Enfin, les Varanidés, qui possèdent une glande « à sels » (à l'exception de *Varanus salvator*, espèce semi-aquatique), s'opposent aux autres Anguimorphes et même à tous les autres Sauriens par la disposition de leurs fosses nasales, notamment par leurs relations lacrymochoanales et par la morphologie de leur capsule cartilagineuse.

Source : MNHN, Paris

Le caractère « glande à sels » peut donc constituer l'une des nombreuses potentialités évolutives des Sauriens, face aux contraintes de l'environnement, dont témoignent actuellement la richesse spécifique observée dans certaines régions du monde, la diversité de répartition écologique des populations et la vaste extension géographique de nombreuses familles.

Certains caractères des fosses nasales revêtent ainsi une valeur systématique mais leur utilisation dans la phylogénie des Sauriens nécessite encore l'étude de bon nombre de genres. Leur analyse apporte cependant des arguments pour plusieurs interprétations récentes : la relative disparité des Iguanidés, la séparation des genres *Uromastix* et *Leiolepis* parmi les Agamidés, le rapprochement entre les Caméléonidés, certains Iguanidés malgaches (*Chalarodon*), les Iguanidés et les Agamidés primitifs, l'originalité des Teiidés parmi les Scincomorphes, la séparation entre les Anguioïdés et les Varanoïdés, voire l'isolement des Varanidés. Par contre, les Lacertidés paraissent homogènes et, parmi les Gekkotiens, Gekkonidés et Pygopodidés se distinguent des Xantusiidés.

L'analyse précédente met de plus en évidence une dissociation des caractères au cours de l'évolution, bien que ceux considérés soient tous liés aux fosses nasales. La modification des parties molles semble la plus rapide, celle des éléments squelettiques suit secondairement. La morphologie d'une forme actuelle représente la sommation d'évolutions à des vitesses différentes et deux caractères peuvent s'opposer, telle la position de l'orifice de la glande nasale externe qui se tient constitutivement à la limite vestibule-cavum mais qui peut être repoussée loin en arrière par l'allongement du conduit vestibulaire, de telle sorte que l'écoulement de la sécrétion est pertubé.

Si la possession d'une glande « à sels », au moins potentielle (par la présence de segments « striés »), doit constituer un caractère primitif, il semble que l'évolution des relations lacrymonasales tende vers une réduction de la fente choanale, un isolement de l'orifice de l'organe de Jacobson et une séparation des systèmes lacrymonasal et choanal. Or, des groupes ne comportant pas de segments « striés », mais considérés comme archaïques par d'autres caractères, se rencontrent dans chaque infra-ordre : les Cordylidés parmi les Scincomorphes, les Anguidés parmi les Anguimorphes. Chez les Gekkotiens, qui regroupent classiquement les formes les plus primitives, cette tendance devient largement dominante. Une opposition apparaît ainsi entre la disposition primitive du sillon choanal et la « perte » du caractère « glande à sels » ; toutefois, celle-ci peut être consécutive à l'engagement de certaines formes dans un mode de vie particulier (nocturne).

II. — Origine de la glande « à sels » des Sauriens.

On reconnaît maintenant l'existence de glandes « à sels » chez un grand nombre de Reptiles, d'après la présence de segments « striés » et/ou l'existence d'une sécrétion d'électrolytes (Minnich, 1979, 1982). Ce sont des Reptiles marins ou d'estuaire (les *Cheloniidae*, les *Dermochelyidae* et les *Emydidae* parmi les Tortues, les *Hydrophiidae*, les *Acrochordidae* et un *Homalopsinae* parmi les Serpents, les *Crocodylidae* parmi les Crocodiliens, ainsi que l'Iguane marin *Amblyrhynchus cristatus* parmi les Lézards) et des Reptiles d'habitat côtier, subissant des contraintes voisines (l'Iguanidé *Conolophus subcristatus*, le Varanidé *Varanus semiremex* et le Teiidé *Ameiva quadrilineata*). Parmi les Reptiles terrestres ou d'eau douce, les Tortues et les Serpents [1] sont dépourvus de segments « striés » alors que, chez les Lézards, la « tendance » à posséder une glande « à sels » apparaît diversement soutenue selon les familles.

Ainsi, la glande « à sels » a vraisemblablement pris naissance de façon indépendante dans plusieurs lignées de Sauropsidés (fig. 33). Des glandes céphaliques totalement distinctes se sont révélées « capables » de se spécialiser en glande « à sels », comme la glande nasale externe des Lézards marins ou terrestres, la glande nasale supra-orbitaire des Oiseaux marins ou terrestres, la glande lacrymale des Tortues marines ou euryhyalines, la glande sublinguale des Serpents marins, la glande prémaxillaire du Serpent d'estuaire *Cerberus* et les glandes linguales des Crocodiles. En outre, parmi les Chéloniens,

1. La glande nasale de la Couleuvre de Montpellier, *Malpolon monspessulanus*, posséderait, au niveau de l'arbre collecteur, particulièrement développé, des caractères cytologiques évoquant un rôle dans la composition du fluide excrété (Dunson et al. 1978).

Source : MNHN, Paris

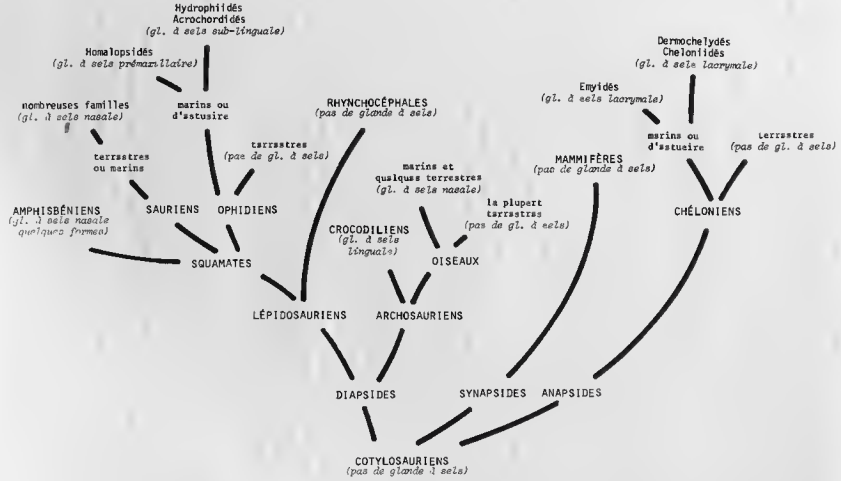


FIGURE 33. — Origine indépendante des glandes « à sels » chez les Reptiles et les Oiseaux (les Mammifères en sont dépourvus).

Source : MNHN, Paris

quoique la glande soit homologue dans les trois familles qui en sont pourvues, elle résulte probablement d'une évolution indépendante. Chez les Serpents, il s'agit aussi manifestement d'une évolution convergente. Enfin, chez les Lézards, dans l'état actuel de nos connaissances, il est difficile de dire si l'apparition d'une glande « à sels » dans différentes familles représente une manifestation indépendante du développement de ce caractère ou bien la conservation d'un caractère ancestral largement répandu dans la population saurienne d'origine.

Certains facteurs sélectifs de l'environnement, marin ou terrestre, paraissent avoir favorisé l'évolution indépendante de diverses glandes « à sels ». Chez les espèces marines, c'est la très haute concentration en Na^+ et en Cl^-, ingérée soit sous forme d'eau de mer, soit dans la nourriture, qui semble déterminante. Chez les espèces terrestres, ce sont à la fois la forte concentration en K^+ de la nourriture, sa faible teneur en protéines et la faible quantité d'eau disponible qui interviendraient. En effet, les Reptiles sont incapables d'éliminer de larges quantités de Na^+, K^+ ou Cl^- dans leur urine sans une grande déperdition d'eau. L'excrétion cloacale sous forme d'urates monosodiques ou monopotassiques permet de restreindre la perte aqueuse, mais l'apport protéique peut constituer un facteur limitant (NAGY, 1975). En outre, comme tout Vertébré, aucun Reptile ne tolère une élévation chronique de la concentration extra- ou intra-cellulaire en K^+. Il n'est donc pas étonnant que les Reptiles terrestres chez lesquels la glande nasale intervient de façon prépondérante dans l'osmorégulation soient des espèces herbivores vivant pour la plupart en milieu aride. Seules, les Tortues terrestres font exception, mais ces dernières font face aux contraintes de l'environnement en stockant l'urine dans leur vessie et en cessant toute activité. Les Reptiles terrestres, carnivores ou insectivores, soumis plus vraisemblablement à un excès de Na^+ que de K^+, se révèlent, notamment les Lézards, extrêmement tolérants à l'hypernatrémie ; par ce moyen, ils peuvent supporter des périodes prolongées de privation d'eau.

Si les conditions d'une évolution convergente dans les diverses lignées sont faciles à admettre, un désaccord apparaît sur la situation primitive, les données paléontologiques restant insuffisantes. PEAKER et LINZELL (1975) émettent l'hypothèse que l' « archétype » de la glande « à sels » serait assez proche de la glande nasale externe des Lézards actuels, capable de sécréter du sodium ou du potassium conjointement aux chlorures et aux carbonates. La glande « à sels » interviendrait donc primitivement dans la régulation de la balance ionique plutôt que dans la conservation de l'eau corporelle. Ce type de glande « à sels » aurait été « retenu » chez des représentants terrestres de groupes primitifs d'Oiseaux, comme l'Autruche *Struthio camelus* et la Perdrix *Ammoperdix hayi*, chez lesquelles la glande nasale contrebalance une déperdition d'eau mais élimine encore substantiellement du K^+. Cette évolution précoce pourrait constituer, chez les Vertébrés terrestres, une forme de compensation à la disparition de deux modes de régulation, présents chez les Vertébrés inférieurs, utilisant la branchie et la peau. La possession de ce mode additionnel d'excrétion ionique aurait pu, avec l'aide de nombreuses autres modifications, permettre la colonisation de niches écologiques variées. Entre autres possibilités, elle rend l'animal capable de vivre à partir de plantes (riches en K^+) et/ou de retourner à la mer et de se nourrir d'Invertébrés (riches en NaCl). Les Sauriens auraient développé la première possibilité, les Oiseaux et les Chéloniens la seconde, la glande intervenant alors beaucoup plus dans l'osmorégulation, en perdant la capacité de sécréter du potassium et des carbonates. A l'inverse, pour MINNICH (1979), la condition primitive, soit l'absence de glande « à sels », serait illustrée par les Tortues terrestres actuelles, considérées comme archaïques par de nombreux caractères. Or, parmi les Sauriens, des familles primitives, telles les Anguidés, les Anniellidés ou les Hélodermatidés, sont également dépourvues de glande « à sels ». Il a été suggéré que le développement de mécanismes efficaces de conservation de l'eau au niveau du cloaque, chez certains Lézards ou Oiseaux, pouvait intervenir dans la formation d'une telle glande « à sels » (SCHMIDT-NIELSEN et al., 1963). Cependant, plusieurs arguments infirment cette hypothèse : le fait que les Serpents terrestres désertícoles soient dépourvus de glande « à sels » (GABE et SAINT GIRONS, 1976) ; le rôle important de l'émission des calculs urinaires dans la balance électrolytique des Lézards (MINNICH, 1972, 1979), y compris chez les espèces présentant une élimination saline extrarénale (MINNICH, 1970 ; NAGY, 1972) ; et surtout le fait que certains Lézards terrestres, chez lesquels une réabsorption cloacale a été démontrée, ne possèdent pas de glande « à sels » (*Amphibolurus*, BRADSHAW et SHOEMAKER, 1967).

Nous sommes plutôt enclin à penser que la possession d'une glande « à sels » constitue un carac-

Source : MNHN, Paris

tère ancien, qu'il ait été largement réparti dans la population saurienne d'origine ou bien qu'il soit apparu indépendamment dans plusieurs groupes. D'aprés la seule étude du matériel actuel, il n'est pas possible d'affirmer cette évolution, mais un certain nombre d'observations morphofonctionnelles (processus d'adaptation de la glande à des surcharges), embryologiques (différenciation précoce des cellules « á sels ») ou fonctionnelles (variabilité, modalités de stimulation et de contrôle de la sécrétion) argumentent en sa faveur. En outre, il existe des modalités dissemblables d'intervention de la glande « à sels » chez les Oiseaux et vraisemblablement les Tortues marines, d'une part, et chez les Lézards d'autre part.

III. — Origine des cellules « à sels ».

Chez les Sauriens, les cellules glandulaires classiques persistent toujours dans la partie profonde des tubules et, d'aprés les données morphologiques, on ne peut exclure d'emblée l'hypothèse d'une transformation des cellules glandulaires classiques en cellules « à sels » au cours du développement embryonnaire ou chez l'adulte à la suite d'une stimulation hydrominérale. Toutefois, la zone de transition de l'épithélium glandulaire à l'épithélium « strié », brève chez la plupart des espèces, est constituée par un mélange de cellules « à sels » déjà caractéristiques, bien que moins hautes, et de cellules glandulaires typiques, mais à replis membranaires développés. En outre, l'acclimatation à des surcharges salines n'entraîne, chez l'adulte, aucune modification importante des cellules. Une telle hypothèse ne peut donc être retenue pour les processus actuels. Cependant, si l'indice d'une telle transformation doit être recherché, il semble que ce soit la seconde catégorie de cellules glandulaires classiques (C 2) qui en constitue l'élément primitif. En effet, ce dernier type cellulaire élabore, chez bon nombre de Lézards où il est présent, une sécrétion glycoprotéique discrète, même absente dans certaines cellules. Chez certains Lézards tels que *Tiliqua, Varanus*, le produit de sécrétion n'est que rarement décelable, y compris en microscopie électronique. Les formations ergastoplasmiques et golgiennes y sont d'ailleurs peu développées. Ces éléments, comprimés à l'extrémité tubulaire par les cellules glandulaires classiques, acquièrent plus d'ampleur dans la zone de transition et s'apparentent alors aux cellules « à sels ». Il est donc possible d'envisager au cours de l'évolution une transformation de tels éléments glandulaires. Cette transformation, encore sensible chez les espéces à glande nasale mixte, ne le serait plus chez les espèces à glande nasale profondément spécialisée, la différenciation cellulaire touchant déjà la partie aveugle du tubule.

Ainsi, les hypothèses concernant l'élément cellulaire rejoignent celles émises à propos de l'organe entier et font de la fonction saline une « tendance évolutive » développée à des degrés divers. En ce sens, la glande « à sels » des Lézards diffère fondamentalement de celle des Oiseaux. Elle constitue, chez les premiers, une véritable adaptation aux conditions internes ou externes, permettant aux animaux de survivre dans un environnement riche en sels ou pauvre en eau. Elle semble inscrite dans le patrimoine génétique, le degré de différenciation structurale étant caractéristique de l'espèce et, chez l'animal adulte, il ne peut s'agir que d'ajustements minimes. A l'inverse, la glande « à sels » des Oiseaux résulte essentiellement d'un processus d'acclimatation, répondant aux stimulations de l'environnement, processus d'ailleurs réversible (Komnick et Kniprath, 1970). L'aptitude à sécréter existe bien dés l'éclosion chez le Canard (Hally et al., 1966), mais, seule, une exposition à un milieu hypertonique permet la pleine expression des potentialités de la glande.

C'est, semble-t-il, dans la cytogénése qu'il faut rechercher l'origine de ces différences. En effet, chez les Oiseaux, l'activité mitotique terminale, responsable de la croissance tubulaire, s'exerce pendant la période embryonnaire, mais également aprés l'éclosion. Par contre, chez les Lézards, cette activité prend fin avant la naissance pour la plupart des tubules. Une seconde réserve cellulaire agit au niveau proximal, mais son activité mitotique est faible chez l'adulte.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

L'anatomie comparée descriptive confirme *l'extrême variabilité de la glande nasale externe des Sauriens*. Les glandes diffèrent par : l'extension et la ramification des tubules sécréteurs ; la nature des substances mucoïdes élaborées ; la spécialisation de certaines portions tubulaires en vue de l'excrétion ionique ; la différenciation cytologique des éléments transporteurs d'électrolytes et, en conséquence, la quantité du fluide salin émis.

Cette *variabilité* apparaît également *dans la disposition des fosses nasales*. Celle-ci avait été pressentie depuis longtemps dans certaines familles (Iguanidés), mais les reconstructions graphiques nous permettent d'aborder avec précision les variations morphologiques.

La comparaison des espèces permet de systématiser les changements morphologiques des constituants des fosses nasales (vestibule, chambre principale, canal lacrymal, organe voméronasal, glande nasale externe) ainsi que leurs variations relatives et les modifications de leurs rapports anatomiques. Toutefois, l'analyse d'un certain nombre de genres fait encore défaut pour juger pleinement de la variabilité d'un caractère. La présence et le développement de segments « striés » dans la glande nasale externe constituent les caractères adaptatifs les plus intéressants par leur intervention possible dans la physiologie générale de l'individu. Dans ce domaine, nous manquons encore de données sur certaines formes comme les Basiliscinés et les Agamidés sud-asiatiques parmi les Iguaniens, les Sphaerodactylidés et les Uroplatidés parmi les Gekkotiens, les Xénosauridés, les Hélodermatidés et les Lanthanotidés parmi les Anguimorphes. Notre analyse complète cependant les études antérieures, notamment celle de GABE et SAINT GIRONS (1976). Elle nous conduit à *définir des « tendances » caractéristiques des principales familles sauriennes*.

Basée sur la seule observation des espèces actuelles, elle ne permet pas de dire si les genres considérés constituent ou non des exemples du développement indépendant de la glande « à sels ». Toutefois, plusieurs éléments anatomiques, comme la tendance à posséder une glande « à sels », particulièrement forte dans certaines familles, ou bien la présence de cellules « à sels » chez des familles très variées, nous incitent à penser que ce caractère résulte plutôt, parmi les Sauriens, d'une acquisition ancestrale. Ce caractère aurait facilité, avec l'aide d'autres acquisitions comportementales ou physiologiques, la colonisation de milieux arides et chauds, ou bien marins ou côtiers. Il aurait également permis l'adoption de modes spécialisés d'alimentation comme le régime végétarien.

Chez les Lézards terrestres, il n'y a pas d'étroite concordance entre l'intensité des contraintes d'ordre hydrominéral, auxquelles est soumis l'animal, et la capacité d'excrétion ionique de la glande « à sels ». Les Lézards terrestres s'opposent, sur ce point, aux Oiseaux marins chez lesquels cette dépendance a été relevée, tant au niveau morphologique qu'au niveau fonctionnel. Cette différence se trouve confirmée dans les modalités d'adaptation à des surcharges salines. Un véritable processus d'acclimatation, conditionné par l'environnement, s'observe chez les Oiseaux ; il se traduit à la fois morphologiquement, biochimiquement et physiologiquement et est réversible. Chez les Lézards terrestres, cette adaptation à court terme n'existe pas ; tout au plus, note-t-on une légère hypertrophie des cellules « à sels » après les surcharges. L'administration prolongée de sels à des jeunes d'une espèce (*Lacerta muralis*) pourvue d'une glande « à sels » potentielle n'entraîne aucun changement notable, tant anatomiquement que physiologiquement, dans l'élimination extrarénale d'électrolytes. Chez les Sauriens, il s'agit donc *d'une véritable adaptation*, inscrite phylogénétiquement.

L'étude morphologique, menée jusqu'à l'analyse ultrastructurale, nous permet également d'aborder le problème de l'origine des cellules « à sels ». La spécialisation progressive, observée chez *Tiliqua*

Source : MNHN, Paris

rugosa, alors que la transition entre portion glandulaire et portion « striée » est rapide chez la plupart des autres espèces, semble indiquer que les cellules « à sels » représentent un *état fonctionnel particulier de l'une des catégories de cellules glandulaires classiques.* Il s'agit des cellules de type mucoséreux qui, chez plusieurs espèces, dont *Varanus griseus*, perdent pratiquement leur fonction glandulaire.

L'élimination saline et ses variations qualitatives reposent sur les cellules « principales ». Leur présence en nombre suffisant et leur regroupement dans des portions tubulaires spécialisées, les *segments « striés », paraissent nécessaires à la production d'un fluide hypertonique.* Ces portions se situent à la partie proximale des tubules et caractérisent le plus souvent l'arbre collecteur, mais la spécialisation intervient á des niveaux divers selon les espéces. Les cellules à villosités apicales, propres á l'extrémité tubulaire borgne des Iguaniens, ne constituent pas la seule source de l'élimination potassique, prédominante chez la plupart des Sauriens, comme le pensaient ELLIS et GOERTEMILLER (1974). La fonction de ces éléments reste à définir, mais ils ne semblent pas indispensables á l'élaboration d'une sécrétion saline concentrée. D'aprés leurs caractéristiques cytologiques, ils interviennent vraisemblablement dans un transport électrolytique. Ils pourraient répondre à l'environnement cellulaire hétérogène, lié à la présence des cellules glandulaires classiques au fond des tubes.

L'anatomie comparée fonctionnelle tend á définir les conditions anatomiques de la fonction saline extrarénale. La spécialisation repose avant tout sur la *différenciation cytologique des éléments transporteurs d'ions.*

Les caractéristiques morphologiques de l'organe effecteur des Sauriens sont communes à tous les types de glandes « à sels ». Il s'agit d'une glande tubuleuse ramifiée, garnie partiellement ou en totalité de cellules spécialisées dans le transport d'électrolytes et abondamment vascularisée, mais son organisation générale varie. Chez les Lézards, l'arrangement est le plus souvent désordonné. La spécialisation cellulaire se traduit par des particularités structurales observées dans tous les éléments transportant activement des électrolytes : 1) large surface membranaire d'absorption, réalisée á la faveur de replis latéraux, parfois basaux, et d'un morcellement de la région basale par des prolongements cytoplasmiques allongés et ramifiés ; 2) important équipement mitochondrial, en corrélation avec la possession d'un haut niveau d'activité d'enzymes oxydoréductrices et énergétiques ; 3) présence d'ATPase Na-K, liée aux replis membranaires et intervenant dans les transports actifs intra- ou para-cellulaires. Cette *identité fondamentale des cellules « à sels »* suggére une similitude dans les mécanismes de sécrétion. Elle est largement cause de l'assimilation fonctionnelle faite couramment entre la glande « à sels » des Reptiles et celle des Oiseaux.

Cependant, des divergences apparaissent. La glande nasale des Oiseaux achéve sa différenciation par l'élaboration de profondes invaginations de la paroi basale des cellules ; les mitochondries leur sont étroitement associées. Par contre, chez la plupart des Lézards, ce sont les parois cellulaires latérales qui sont hérissées de replis membranaires et les mitochondries s'y engagent rarement. Curieusement, le dispositif absorbant le plus élaboré, rappelant celui des Oiseaux, est présent chez les espéces dont l'élimination saline extrarénale est peu fréquente dans les conditions naturelles, comme chez plusieurs Lacertidés, chez *Scincus scincus* ou chez *Varanus griseus*. Mais l'étendue des segments « striés » est alors moindre que chez les espèces végétariennes à glandes « á sels » effective, telles *Uromastix acanthinurus, Sauromalus obesus* et *Dipsosaurus dorsalis*. Le volume de fluide émis pourrait, dans ce cas, être directement en relation avec le nombre de cellules « principales ». Toutefois, nous avons montré que la glande nasale de *Varanus griseus* pouvait rivaliser favorablement avec celle d'*Uromastix acanthinurus*, aprés des surcharges salines (LEMIRE, 1983). VAN LENNEP et KOMNICK (1970) ont estimé en outre qu'un degré comparable d'amplification des surfaces membranaires était atteint chez les Oiseaux et chez les Reptiles. Les différences fonctionnelles sont donc à rechercher ailleurs que dans l'arrangement ultrastructural.

Elles tiennent avant tout au niveau métabolique faible et nécessairement variable chez les Sauriens, animaux ectothermes. Elles peuvent résider également, pour partie, dans le moindre développement de la glande « à sels », la glande nasale d'*Amblyrhynchus cristatus*, de loin la plus volumineuse, approchant la capacité d'excrétion des Oiseaux ou des Tortues marines.

Une autre caractéristique de la sécrétion nasale d'électrolytes chez les Sauriens, tant marins que terrestres, est *sa variabilité qualitative*, l'attention ayant été surtout retenue par les changements relatifs

Source : MNHN, Paris

du sodium et du potassium. Cette faculté réside vraisemblablement dans la *plasticité du système d'échange ionique transmembranaire au niveau de la cellule « principale »*. L'analyse expérimentale menée chez *Uromastix acanthinurus* montre *des variations dans l'aspect cytologique*, qu'il serait bon de rattacher à des changement physiologiques. Il serait intéressant également de vérifier si la fonction excrétrice est équivalente dans les différentes portions tubulaires ; la portion tubulaire proximale notamment pourrait jouer un rôle particulier d'échange ionique, modifiant la sécrétion primaire des portions plus profondes et équilibrant les électrolytes présents en fonction de la surcharge.

Les modèles de transport ionique, proposés pour les Lézards, sont en grande partie spéculatifs puisqu'aucune recherche spécifique n'a été entreprise sur la perméabilité des jonctions terminales.

Enfin, le rôle de l'ATPase Na-K reste à préciser. Alors qu'elle n'apparaîtrait qu'en relation avec l'élaboration saline chez *Lacerta viridis* (GERZELLI et DE PICEIS POLVER, 1970), son activité serait constante chez *Dipsosaurus dorsalis*. Les teneurs en ATPase de la glande « à sels » d'un Lézard (*Dipsosaurus dorsalis*), d'une Tortue (*Malaclemys terrapin*) et d'un Serpent (*Pelamis platurus*) semblent en outre similaires, d'un niveau élevé, comparable à celui mesuré chez les Oiseaux marins (DUNSON, 1981). Ceci suggère que les taux maximaux d'excrétion électrolytique, très différents, des divers types de glandes « à sels » reptiliennes sont réglés par d'autres facteurs que le niveau d'activité enzymatique. Toutefois, des variations dans les techniques biochimiques de dosage nécessitent des comparaisons plus détaillées.

L'élimination nasale de sels fait partie des fonctions de relation mettant en rapport l'organisme avec le milieu environnant. A ce titre, elle peut représenter un composant majeur de l'adaptation à un environnement rigoureux ou à un régime alimentaire spécialisé. Son analyse, menée sur le plan comparatif, peut être riche d'enseignements, d'autant plus qu'un certain nombre de points fondamentaux restait à préciser chez les Sauriens, notamment l'évaluation quantitative de la fonction nasale, l'évaluation de la variabilité de la sécrétion saline et les modalités de contrôle de cette sécrétion.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ABEL J. H. et ELLIS R. A. (1966). — Histochemical and electron microscopic observations on the salt secreting lacrymal glands of marine turtles. *Amer. J. Anat...* 118, 337-358.

ALTNER H. et MULLER W. (1968). — Elektrophysiologische und Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Riechschleimhaut des Jacobsonschen Organs von Eidechsen (*Lacerta*). *Zeit. vergleich. Physiol.*, 60, 151-155.

ALTNER H., MULLER W. et BRACHNER I. (1970) — The ultrastructure of the vomeronasal organ in reptilia. *Zeit. Zellforsch.*, 105, 107-122.

BANNISTER L. H. (1968). — Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. I. *Morph. Jb.*, 5, 62-140.

BARNITT A. E. (1972). — The effects of hyperkalemic stress on the cytology, histology and histochemistry of the nasal (salt) glands of the lizard, *Sauromalus obesus* (Baird). Ph. D. Thesis. Univ. Rhode Island, 116 p.

BAUMEISTER L. (1908). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden. Integument, Drüsen der Mundhöle, Augen und Skeletsystem. *Zool. Jb.*, Ab. Anat., 26, 423-526.

BELLAIRS A. d'A. (1949). — Observations on the snout of *Varanus* and a comparison with that of other lizards and snakes. *J. Anat.*, 83, 116-146.

BELLAIRS A. d'A. et BOYD J. D. (1950). — The lacrymal apparatus in lizards and snakes. I. The brille, the orbital glands, lacrymal canaliculi and origin of the lacrymal duct. *Proc. Zool. Soc. London*, 117, 81-108.

BELLAIRS A. d'A. et BOYD J. D. (1950). — The lacrymal apparatus in lizards and snakes. II. The anterior part of the lacrymal duct and its relationship with the palate and with the nasal and vomero-nasal organs. *Proc. Zool. Soc. London*, 120, 269-310.

BELLAIRS A. d'A. et KAMAL A. M. (1981). — The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. *In : Biology of the Reptilia*, C. GANS et T. S PARSONS, vol. 11 (Morphology F), 1-263, Acad. Press, Londres.

BEVELANDER G. (1935). — Comparative study of the branchial epithellum in fishes with special reference to excretion. *J. Morphol.*, 57, 335-348.

BONTING S. L. (1966). — Studies on sodium-potassium activated adenosine triphosphatase. XV. The rectal gland of the Elasmobranchs. *Comp. Biochem. Physiol.*. 17, 953-966.

BONTING S. L., CARAVAGGIO L. ., CANADY M. R. et HAWKINS N. M. (1954). — Studies on sodium-potassium activated adenosine triphosphatase. XI. The salt gland of the herring gull. *Arch. Biochem. Biophys.*, 106, 49-56.

BORN G. (1879). — Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. 1. *Morphol. Jb.*, 5, 62-140.

BRADSHAW S. D. et SHOEMAKER V. H. (1967). — Aspects of water and electrolyte changes in a field population of *Amphibolurus* lizards. *Comp. Biochem. Physiol.*, 20, 855-865.

BULGER R. (1963). — Fine structure of the rectal (salt-secreting) gland of *Squalus acanthias*, *Anat. Rec.*, 147, 95-127.

BULGER R. (1965). — Electron microscopy of the stratified epithelium lining the excretory canal of the dogfish rectal gland. *Anat. Rec.*, 151, 589-608.

BURGER J. et HESS W. (1960). — Function of the rectal gland in the spiny dogfish. *Science*, 131, 670-671.

CHAN D. et PHILLIPS J. (1967). — The anatomy, histology and histochemistry of the rectal gland in the lip-shark, *Hemiscyllium plagiosum* (Bennett). *J. Anat.* Lond., 101, 137-157.

CLOUDSLEY-THOMPSON J. L. et MOHAMED E. R. M. (1967). — Water economy of ostrich. *Nature*, Lond., 216, 1040.

Source : MNHN, Paris

COMELIN C. (1667). — *Collegium privatum Amstelodamense*. Amsterdam, cité par Techau, 1936.

COWAN F. B. M. (1971). — The ultrastructure of the lacrymal « salt » gland and the Harderian gland in euryhaline *Malaclemys* and some closely related stenohaline emydines. *Can. J. Zool.*, 49, 691-697.

COWAN F. B. M. (1973). — The homology of cranial glands in turtles with special reference to the nomenclature of « salt glands ». *J. Morphol.*, 141 (2), 157-167.

COWAN F. B. M. (1974). — Observations on extrarenal excretion by orbital glands and osmoregulation in *Malaclemys terrapin*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 48 A, 489-500.

COWAN F. B. M. (1974). — Observations of K^+ -stimulated p-nitrophenyl phosphatase in the lacrymal gland of *Malaclemys terrapin*, during adaptation to salt and fresh water. *Comp. Biochem. Physiol.*, 49 A, 775-785.

COWAN F. B. M. (1981). — Short term acclimation of *Malaclemys terrapin* to salt water. *Comp. Biochem. Physiol.*, 68 A, 55-59.

CROFTS D. (1925). — The comparative morphology of the caecal gland (rectal gland) of selachian fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, I, 101-188.

CROWE J. H., NAGY K. A. et FRANCIS C. (1970). — Structure of lizard salt gland. *Amer. Zool.*, 10, 556 (Abst.).

DANTZLER W. H. et HOLMES W. N. (1974). — Water and mineral metabolism in reptilia. *In* : *Chemical Zoology*, M. FLORKIN et B. T. SCHEER, vol. 9, 277-336, Acad. Press, New York et Londres.

DE BEER G. R. (1930). — The early development of the chondrocranium of the lizard. *Quart. J. microsc. Sci.*, 73, 707-739.

DE BEER G. R. (1937). — The development of the vertebrate skull. Clarendon Press, Oxford, 552 p.

DE VILLIERS C. G. S. (1939). — Über den Schädel des Südafrikanischen schlangenartigen Scinciden *Acontias meleagris*. *Anat. Anz.*, 88, 320-347.

DOYLE W. (1960). — The principal cells of the salt-gland of marine birds. *Exp. Cell. Res.*, 21, 386-393.

DOYLE W. (1962). — Tubule cells of the rectal salt-gland of *Urolophus*. *Amer. J. Anat.*, 111, 223-238.

DOYLE W. et GORECKI D. (1961). — The so-called chloride cell of the fish gill. *Physiol. Zoöl.*, 34, 81-85.

DUFAURE J. P. et HUBERT J. (1961). — Table de développement du Lézard vivipare : *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Arch. Anat. microsc. Morphol. exp.*, 50, 309-328.

DUNSON M. K. et DUNSON W. A. (1975). — The relation between plasma Na concentration and salt gland Na-K ATPase content in the diamondback terrapin and the yellow-bellied sea snake. *J. comp. Physiol.*, 101, 89-97.

DUNSON M. K. et DUNSON W. A. (1979). — A possible new salt gland in a marine homalopsid snake (*Cerberus rhynchops*). *Copeia*, 1979, 661-672.

DUNSON W. A. (1968). — Salt gland secretion in the pelagic sea snake *Pelamis*. *Amer. J. Physiol.*, 215, 1512-1517.

DUNSON W. A. (1969). — Electrolyte excretion by the salt gland of the Galapagos marine iguana. *Amer. J. Physiol.*, 216, 995-1002.

DUNSON W. A. (1969). — Reptilian salt glands. *In* : *Exocrine glands*, S. Y. BOTHELHO, F. P. BROOKS et W. B. SHELLEY, 83-103, Univ. Press. Philadelphia.

DUNSON W. A. (1969). — Concentration of sodium by fresh water turtles. *In* : *Symp. on radioecology*, D. J. NELSON et F. C. EVANS, Proc. 2nd nat. Symp. U. S. A. E. C., 191-197.

DUNSON W. A. (1974). — Salt gland secretion in a mangrove monitor lizard. *Comp. Biochem. Physiol.*, 47 A, 1245-1255.

DUNSON W. A. (1976). — Salt glands in reptiles. *In* : *Biology of the Reptilia*, C. GANS et W. R. DAWSON, vol. 5 (Physiology A), 413-445, Acad. Press, Londres et New York.

DUNSON W .A. (1981). — Control of secretion in reptilian salt gland. *In* : *Advances in physiological Sciences*, F. OBAL et G. BENEDEK, Proc. 28th Int. Congr. Physiol. Sci., Budapest, 18, 31-41, Pergamon Press, New York.

DUNSON W. A. et DUNSON M. K. (1973). — Convergent evolution of sublingual salt glands in the marine file snake and the true sea snakes. *J. comp. Physiol.*, 86, 192-208.

DUNSON W. A. et DUNSON M. K. (1974). — Interspecific differences in fluid concentration and secretion rate of sea snake salt glands. *Amer. J. Physiol.*, 227, 430-438.

Source : MNHN, Paris

DUNSON W. A., DUNSON M. K. et KEITH A. D. (1978). — The nasal gland of the Montpellier snake *Malpolon monspessulanus* : fine structure, secretion composition and a possible role in reduction of dermal water loss. *J. exp. Zool.*, 283 (3), 461-474.

DUNSON W. A., PACKER R. K. et DUNSON M. K. (1971). — Sea snakes : an unusual salt gland under the tongue. *Science* N. Y., 173, 437-441.

DUNSON W. A. et TAUB A. M. (1967). — Extrarenal salt excretion in sea snakes (*Laticauda*). *Amer. J. Physiol.*, 213, 975-982.

DUVDEVANI I. (1972). — The anatomy and histology of the nasal cavities and the nasal salt glands in four species of fringed-toed lizards, *Acanthodactylus* (*Lacertidae*). *J. Morphol.*, 137, 352-364.

ECKART H. (1922). — Das Geruchsorgan einiger ceylonischer Eidechsen (*Agamidae*). *Jena Zeit. Naturw.*, 58, 271-318.

ELLIS R. A. et GOERTEMILLER C. C. (1974). — Cytological effects of salt-stress and localization of transport adenosine triphosphatase in the lateral nasal glands of the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Anat. Rec.*, 180, 285-298.

ELLIS R. A., GOERTEMILLER C. C., DE LELLIS R. A. et KABLOTSKY Y. A. (1963). — The effect of a salt water regimen on the development of the salt glands of domestic ducklings. *Develop. Biol.*, 8, 286-308.

EL-TOUBI M. R. et KAMAL A. M. (1959). — The development of the skull of *Chalcides ocellatus*. I. The development of the chondrocranium. *J. Morphol.*, 104, 269-306.

EL-TOUBI M. R. et KAMAL A. M. (1959). — The development of the skull of *Chalcides ocellatus*. II. The fully formed chondrocranium and the osteocranium of a late embryo. *J. Morphol.*, 105, 55-104.

EL-TOUBI M. R. et KAMAL A. M. (1961). — The development of the skull of *Ptyodactylus hasselquistii*. I. The development of the chondrocranium. *J. Morphol.*, 108, 63-94.

EL TOUBI M. R. et KAMAL A. M. (1961). — The development of the skull of *Ptyodactylus hasselquistii*. II. The fully formed chondrocranium. *J. Morphol.*, 108, 165-192.

ERNST S. A. (1972). — Transport adenosine triphosphatase cytochemistry. II. Cytochemical localization of ouabain-sensitive potassium-dependent phosphatase activity in the secretory epithelium of the avian salt gland. *J. Histochem. Cytochem.*, 20 (1), 23-38.

ERNST S. A. et ELLIS R. A. (1969). — The development of surface specialization in the secretory epithelium of the avian salt gland in response to osmotic stress. *J. Cell Biol.*, 40, 305-321.

ERNST S. A. et MILLS J. W. (1977). — Basolateral plasma membrane localization of ouabain-sensitive sodium transport sites in the secretory epithelium of the avian salt gland. *J. Cell Biol.*, 75, 74-94.

ERNST S. A. et MILLS J. W. (1980). — Autoradiographic localization of tritiated ouabain-sensitive sodium pump sites in ion transporting epithelia. *J. Histochem. Cytochem.*, 28 (1), 72-77.

ERNST S. A. et PHILPOTT C. W. (1970). — Preservation of Na-K-activated and Mg-activated adenosine triphosphatase activities of avian salt gland and telcost gill with formaldehyde as fixative. *J. Histochem. Cytochem.*, 18 (4), 251-263.

FÄNGE R., SCHMIDT-NIELSEN K. et OSAKI H. (1958). — The salt gland of the herring gull. *Biol. Bull.*, Marine lab. Woods Hole, Mass., 115, 162-171.

FUCHS H. (1915). — Über den Bau und die Entwicklung des Schädels der *Chelone imbricata*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Wirbeltierschädels. Erstel Tell : Das Primordialskelett des Neurocraniums und des Kieferbogens. *In* : *Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905, Wissenschaftliche Ergebnisse*. A. VOELTZKOW, vol. 5, 1-325, Schweizerbart, Stuttgart.

GABE M. (1963). — Techniques histologiques. Masson, Paris, 1113 p.

GABE M. et SAINT GIRONS H. (1971). — Polymorphisme des glandes nasales externes des Sauriens. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 272 (D), 1275-1278.

GABE M. et SAINT GIRONS H. (1976). — Contribution à la morphologie comparée des fosses nasales et de leurs annexes chez les Lépidosauriens. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, sér. A, 98, 1-87.

GERZELLI G. (1967). — Sedi possibili e tentativi di stimulazione di una secrezione ionica extrarenale in *Lacerta viridis*. *Boll. Zool.*, 34, 120-121.

GERZELLI G. et DE PICEIS POLVER P. (1970). — The lateral nasal gland of *Lacerta viridis* under different experimental conditions. *Monit. Zool. Ital.* 4, 191-200.

Source : MNHN, Paris

GRIFFITH R. W. et BURDICK C. J. (1976). — Sodium-potassium activated adenosine triphosphatase in coelacanth tissues : high activity in rectal gland. *Comp. Biochem. Physiol.*, 54 B, 557-559.

HAAS G. (1935). — Zum Bau des Primordialcraniums und des Kopfskelettes von *Ablepharus pannonicus*. *Acta zool.* Stockh., 16, 409-429.

HAAS G. (1936). — Uber das Kopfskelett von *Chalcides guentheri (Seps monodactylus)*. *Acta zool.* Stockh., 17, 55-74.

HAAS G. (1937). — The structure of the nasal cavity in *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus). *J. Morphol.*, 61, 433-451.

HALLY A. D., BUXTON R. et SCOTHORNE R. J. (1966). — The developing secretory capacity of the salt gland in the domestic duck. *J. Anat.*, 100, 930-931 (Abst.)

HOLMES W. N. et MC BEAN R. L. (1964) — Some aspects of electrolyte excretion in the green turtle, *Chelonia mydas mydas*. *J. exp. Biol.*, 41, 81-90.

HOLMES W. N. et STEWART D. J. (1958). — Changes in nucleic acids and protein composition of the nasal gland from the duck (*Anas platyrhynchos*) during the period of adaptation to hypertonic saline. *J. exp. Biol.*, 48, 509-519.

HOPPE G. (1934). — Das Geruchsorgan von *Hatteria punctata*, *Z. Anat. Entw. Gesch.*, 102, 434-461.

HOSKINS E. (1917). — On the development of the digitiform gland and the postvalvular segment of the intestine in *Squalus acanthias*. *J. Morphol.*, 28, 329-360.

JACOBSON L. L. (1813). — Sur une glande conglomérée appartenant à la cavité nasale. *Bull. Soc. philomath. Paris*, 3, 267-269.

JOBERT C. (1869). — Recherches anatomiques sur les glandes nasales des Oiseaux. *Ann. Sci. nat. Paris*, 11, 349-369.

KAMAL A. M. (1965). — The chondrocranium of the Gecko *Stenodactylus stenodoctylus*. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 18, 59-69.

KAMAL A. M. (1965). — Observations on the chondrocranium of *Tarentola mauritanica*. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 19, 1-9.

KAMAL A. M. (1965). — The fully formed chondrocranium of *Eumeces schneideri*. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 19, 13-20.

KAMAL A. M. (1969). — The development and morphology of the chondrocranium of *Chalcides* species. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 22, 37-48.

KAMAL A. M. et ABDEEN A. M. (1972).— The development of the chondrocranium of the lacertid lizard, *Acanthodactylus boskianus*. *J. Morphol.*, 137, 289-334.

KAMAL A. M. et ZADA S. K. (1973). — The early developmental stages of the chondrocranium of *Agama pallida*. *Acta morphol. neerl.-scand.*, 11, 75-104.

KATHARINER L. (1900). — Die Nase der im Wasser lebenden Schlangen als Luftweg und Geruchs organ. *Zool. Jb.*, 13, 415-442.

KAYE G. J., WHEELER H. O., WHITLOCK R. T. et LANE N. (1966). — Fluid transport in the rabbit gallbladder. A combined physiological and electron microscopic study. *J. Cell Biol.*, 30, 237-268.

KEYS A. (1931). — Chloride and water secretion and absorption by the gills of the eel. *Zeit. vergl. Physiol.*, 15, 364-388.

KEYS A. et WILLMER E. (1932). — « Chloride secreting cells » in the gills of fishes with special reference to the common eel. *J. Physiol.* Lond., 76, 368-378.

KINGMAN R. H. (1932) — A comparative study of the skull in the genus *Eumeces* of the family *Scincidae*. *Bull. Univ. Kansas*, 33 (10), 273-287.

KIRSCHNER L. B. (1980) — Comparison of vertebrate salt-excreting organs. *Amer. J. Physiol.*, 238, R 219-223.

KOMNICK H. (1963) — Elektronen mikroskopische Untersuchungen zur funktionellen Morphologie des Ionentransportes in der Salzdrüse. III. Funktionelle Morphologie der Tubulusepithelzellen. *Protoplasma*, 56, 605-636.

KOMNICK H. et KNIPRATH E. (1970) — Morphometrische Untersuchungen an der Salzdrüse von Silbermöven. *Cytobiol.*, 1, 228-247.

Source : MNHN, Paris

KOMNICK H. et WOHLFARTH-BOTTERMANN G. (1966) — Zur Cytologie der Rectaldrüsen von Knorpelfischen. 1. Die Feinstruktur der Tubulusepithelzellen. *Zeit. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 74, 123-144.

KROGH A. (1939) — Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge Univ. Press. Londres et New York, 119-153.

LEMIRE M. (1975) — Etude anatomo-histologique de l'organe nasal du Lézard saharien *Uromastix acanthinurus* Bell 1825 (*Sauria, Agamidae*). Problèmes posés par l'adaptation au milieu. Thèse Doct. 3e cycle. Univ. Paris 6, 131 p.

LEMIRE M. (1976) — Caractéristiques ultrastructurales des cellules acineuses de la glande post-anale du Coelacanthe (*Latimeria chalumnae* Smith). C. *R. Acad. Sci. Paris*, 282 (D), 641-644.

LEMIRE M. (1977) — Etude ultrastructurale du parenchyme sécréteur de la glande post-anale du Coelacanthe, *Latimeria chalumnae* Smith. *Ann. Sci. nat. Paris*, 12e sér., 19 (3), 227-245.

LEMIRE M. (1978) — Une voie singulière d'élimination ionique : la glande nasale (à sels) chez les Lézards désertícoles herbivores. *103e congr. nat. Soc. sav. Nancy, Sci.*, fasc. 3, 187-199.

LEMIRE M. (1983) — Contribution à l'étude des fosses nasales des Sauriens. Structure et fonction de la glande « à sels » des Lézards désertícoles. Thèse Doct. Etat, Université de Paris 6, 456 p.

LEMIRE M. et DELOINCE R. (1977) — Variabilité de la glande nasale externe chez quelques Lézards désertícoles. C. *R. Acad. Sci. Paris*, 284 (D), 2269-2272.

LEMIRE M., DELOINCE R. et GRENOT C. (1970) — Etude des cavités et glandes nasales du Lézard Fouette-Queue *Uromastix acanthinurus* Bell. C. *R. Acad. Sci. Paris.* 270 (D), 817-820.

LEMIRE M., DELOINCE R. et GRENOT C. (1972) — Etude histoenzymologique de la glande « à sels » du Lézard saharien *Uromastix acanthinurus* Bell. C. *R. Acad. Sci. Paris*, 274 (D), 3413-3416.

LEMIRE M. et GRENOT C. (1973) — La structure nasale du Lézard saharien *Agama mutabilis* Merrem (*Agamidae*). C. *R. Acad. Sci. Paris*, 277 (D), 2719-2722.

LEMIRE M. et GRENOT C. (1974) — Développement et structure de la glande « à sels » du Lézard saharien *Agama mutabilis* Merrem (*Agamidae*). C. *R. Acad. Sci. Paris*, 278 (D), 61-64.

LEMIRE M. et LAGIOS M. (1979) — Ultrastructure du parenchyme sécréteur de la glande post-anale du Coelacanthe, *Latimeria chalumnae* Smith. *Acta Anat.*, 104, 1-15.

LEMIRE M. et VERNET R. (1981) — La glande nasale : organe d'élimination ionique extrarénale des Lézards désertícoles. Structure et fonction. *Bull. Soc. Zool. France*, 106 (1), 43-48.

LEMIRE M. et VERNET R. (1983). — Acclimatation of nasal salt secretion in the lizard *Uromastix acanthinurus* (*Agamidae*). Effects of repetitive salt loads. *J. arid. Environts*, 6, 145-153.

LEMIRE M., VERNET R. et GRENOT C. (1980) — Electrolyte excretion by the nasal gland of an herbivorous saharan lizard, *Uromastix acanthinurus (Agamidae)*. Effects of single NaCl and KCl loads. *J. arid Environts*, 3, 325-330.

LEMIRE M., VERNET R. et GRENOT C. (1982) — Water and electrolyte balance of the free-living saharan lizard *Uromastix acanthinurus (Agamidae)*. *J. comp. Physiol.*. 146 B, 81-93.

MALAN M. E. (1946) — Contributions to the comparative anatomy of the nasal capsule and the organ of Jacobson of the Lacertilia. *Ann. Univ. Stellenbosch*, 24 A, 69-137.

MARPLES B. J. (1932) — The structure and development of the nasal glands of birds. *Proc. Zool. Soc. London*, 4, 820-844.

MARTOJA R. et MARTOJA M. (1967) — Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson, Paris, 345 p.

MILLOT J. et ANTHONY J. (1958) — *Latimeria chalumnae*, dernier des Crossoptérygiens. *In* : *Traité de Zoologie*, P. P. GRASSE, vol. 13 (3), 2553-2597, Masson, Paris.

MILLOT J. et ANTHONY J. (1972) — La glande post-anale de *Latimeria*. *Ann. Sc. nat. Paris*, 12e sér., 305-318.

MILLOT J., ANTHONY J. et ROBINEAU D. (1978) — *Anatomie de Latimeria chalumnae*. III. Appareil digestif, appareil respiratoire, appareil urogénital, glandes endocrines, appareil circulatoire, téguments-écailles, conclusions générales. C.N.R.S., Paris, 198 p.

MINNICH J. E. (1970) — Water and electrolyte balance of the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*, in its natural habitat. *Comp. Biochem. Physiol.*, 35, 921-933.

MINNICH J. E. (1972) — Excretion of urate salts by reptiles. *Comp. Biochem. Physiol.*, 41 A, 535-549.

Source : MNHN, Paris

MINNICH J. E. (1979) : Reptiles. *In* : *Comparative physiology of osmoregulation in animals*, G. M. O. MALOIY, 1, 391-641, Acad. Press, Londres et New York.

MINNICH J. E. (1982) — The use of water. *In* : *Biology of the Reptilia*, C. GANS et H. POUGH, vol. 12 (Physiology C), 325-395, Acad. Press, Londres.

MINNICH J. E. et SHOEMAKER V. H. (1972) — Water and electrolyte turnover in a field population of the lizard, *Uma scoparia*. *Copeia*, 1972, 650-659.

MOODY S. M. (1980) — Phylogenetic and historical biogeographical relationship of the genera in the family *Agamidae* (*Reptilia, Lacertilia*). Ph. D. Thesis, Univ. Michigan, 373 p.

MURRISH D. E. et SCHMIDT-NIELSEN K. (1970) — Exhaled air temperature and water conservation in lizards. *Respir. Physiol.*, 10, 151-158.

NAGY K. A. (1972) — Water and electrolyte budgets of a free-living desert lizard, *Sauromalus obesus*. *J. comp. Physiol.*, 79, 39-62.

NAGY K. A. (1975) — Nitrogen requirement and its relation to dietary water and potassium content in the lizard *Sauromalus obesus*. *J. comp. Physiol.*, 104, 49-58.

NICK L. (1912) — Das Kopfskelet von *Dermochelys coriacea* L. *Zool. Jb.*, Abt. Anat. 33, 1-238.

NITZSCH C. L. (1820) — Über die Nasendrüse der Vogel. *Deutsch. Arch. Physiol.*, 6, 234-269.

NORRIS K. S. et DAWSON W. R. (1964) — Observations on the water economy and electrolyte excretion of chuckwallas (*Lacertilia, Sauromalus*). *Copeia*, 1964, 638-646.

PARSONS T. S. (1959) — Studies on the comparative embryology of the reptilian nose. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 120, 101-277.

PARSONS T. S. (1959) — Nasal anatomy and the phylogeny of reptiles. *Evolution*, 13, 175-187.

PARSONS T. S. (1970) — The nose and Jacobson's organ. *In* : *Biology of the Reptilia*, C. GANS et T. S. PARSONS, vol. 2 (Morphology B), 99-192, Acad. Press, Londres et New York.

PARSONS T. S. et STEPHENS S. M. (1968) — The nasal anatomy of *Kinosternon* and *Sternotherus* (Testudines : *Kinosternidae*). *Can. J. Zool.*, 46, 399-404.

PEAKER M. et LINZELL J. L. (1975) — Salt glands in birds and reptiles. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 307 p.

PEARSE A. G. E. (1968) — *Histochemistry theoretical and applied*. 3e ed., vol. 1, Churchill, Londres, 759 p.

PEARSE A. G. E. (1972) — *Histochemistry theoretical and applied*. 3e ed., vol. 2, Churchill Livingstone, Edinburgh et Londres, 760-1518.

PETERS A. (1890) — Beitrag zur Kenntnis der Harderschen Drüsl. *Arch. mikrosk. Anat.*, 36, 192-203.

PHILPOTT C. W. et COPELAND D. (1963) — Fine structure of chloride cells from three species of *Fundulus*. *J. Cell Biol.*, 18, 389-404.

PHILPOTT C. W. et TEMPLETON J. R. (1964) — A comparative study of the histology and fine structure of the nasal salt secreting gland of the lizard *Dipsosaurus*. *Anat. Rec.*, 148, 394-395.

PRATT C. W. Mc E. (1948) — The morphology of the ethmoidal region of Sphenodon and lizards. *Proc. Zool. Soc. London*, 118, 171-201.

RENOUS S. (1979) — Application des principes cladistiques à la phylogénèse et la biogéographie des Lacertiliens. *Geg. morphol. Jb.*, 125 (3), 376-432.

RENOUS S. (1980) — Développement de l'aspect historique de la biogéographie par la superposition de deux thèses : proposition d'une hypothèse phylogénétique bâtie selon les principes henniglens et théorie de la dérive des continents. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 57 (3), 81-102.

RIDDLE C. V. et ERNST S. A. (1979) — Structural simplicity of the *zonula occludens* in the electrolyte secreting epithelium of the avian salt gland. *J. Memb. Biol.*, 45, 21-35.

ROSE C. (1893) — Ueber die Nasendrüse und die Gaumendrusen von *Crocodilus palustris*. *Anat. Anz.*, 8, 745-751.

SAINT GIRONS H. (1975) — Développement respectif de l'épithélium sensoriel du cavum et de l'organe de Jacobson chez les Lépidosauriens. *C. R. Acad. Sci. Paris*. 278 (D), 721-724.

SAINT GIRONS H. et JOLY J. (1975) — Histologie et ultrastructure de la glande nasale externe du Lacertilien *Lacerta muralis* et de l'Amphisbénien *Trogonophis weigmanni* (*Reptilia, Lacertidae* et *Trogonophidae*). *Arch. Biol. Bruxelles*, 86, 97-126.

Source : MNHN, Paris

SAINT GIRONS H., LEMIRE M. et BRADSHAW S. D. (1977) — Structure de la glande nasale externe de *Tiliqua rugosa (Reptilia, Scincidae)* et rapport avec sa fonction. *Zoomorphol.*, 88, 277-288.

SAINT GIRONS H., RICE G. E. et BRADSHAW S. D. (1981) — Histologie comparée et ultrastructure de la glande nasale externe de quelques Varanidés *(Reptilia : Lacertilia). Ann. Sci. nat. Paris*, sér. 13 (Zool.), 3, 15-21.

SCHILDMACHER H. (1932) — Über den Einfluss des Salzwassers auf die Entsichlung der Nasendrusen. *J. Ornithol.*, 80, 293-299.

SCHMIDT-NIELSEN B. et DAVIS L. E. (1968) — Fluid transport and tubular intercellular spaces in reptilian kidneys. *Science* N. Y., 159, 1105-1108.

SCHMIDT-NIELSEN K. (1960) — The salt-secreting gland of marine birds. *Circulation*, 21 (5), 955-967.

SCHMIDT-NIELSEN K. (1965) — Physiology of salt glands. *In* : *Sekretion und Exkretion*, K. E. WOHLFARTH-BOTTERMANN, 269-288, Springer, Berlin.

SCHMIDT-NIELSEN K., BORUT A., LEE P. et CRAWFORD E. (1963) — Nasal salt excretion and the possible function of the cloaca in water conservation. *Science* N. Y., 142, 1300-1301.

SCHMIDT-NIELSEN K. et FANGE R. (1958) — Extrarenal salt excretion. *Fed. Proc.*, 17, 142.

SCHMIDT-NIELSEN K. et FANGE R. (1958) — Salt glands in marine reptiles. *Nature*. Lond., 182, 783-785.

SCHMIDT-NIELSEN K., JORGENSEN G. B. et OSAKI H. (1958) — Extrarenal salt excretion in birds. *Amer. J. Physiol.*, 193, 101-107.

SEYDEL O. (1896) — Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildhröten. « *Festschrift 70 Geburtstag Gegenbaur* », vol. 2, 385-486.

SPRING K. R. et HOPE A. (1979) — Fluid transport and the dimensions of cells and interspaces of living *Necturus gallbladder. J. gen. Physiol.*, 73, 287-305.

STAALAND H. (1967) — Anatomical and physiological adaptations of the nasal glands of Charadriiformes birds. *Comp. Biochem. Physiol.*, 23, 933-944.

STEBBINS R. C. (1943) — Adaptations in the nasal passages for sand burrowing in the saurian genus *Uma. Amer. Nat.*, 77, 38-52.

STEBBINS R. C. (1948) — Nasal structure in lizards with reference to olfaction and conditioning of the inspired air. *Amer. J. Anat.*, 83, 183-221.

STOCKEM W., KOMNICK H. et WOHLFARTH-BOTTERMANN K. E. (1968) — Zur Cytology der Rectaldrüsen von Knorpelfischen. II. Die Mikromorphologie des zentralen Sammelkanals. *Helgolän der wiss. Meeresunters*, 18, 424-452.

SULLIVAN M. (1908) — The physiology of the digestive tract of elasmobranchs. *Bull. U .S. Bur. Fisheries*, 27, 1-27.

TAPLIN L. E. et GRIGG G. C. (1981) — Salt glands in the tongue of the estuarine crocodile *Crocodylus porosus. Science* N. Y., 212, 1045-1047.

TAUB A. M. et DUNSON W. A. (1967) — The salt gland in a sea snake (*Laticauda*). *Nature*, Lond., 215, 995-996.

TECHNAU G. (1936) — Die Nasendrüse der Vogel, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der Nasenhöhle. *J. Ornithol.*, 84, 511-617.

TEMPLETON J. R. (1963) — Nasal salt secretion in terrestrial iguanids. *Amer. Zool.* 3, 530.

TEMPLETON J. R. (1964) — Nasal salt excretion in terrestrial lizards. *Comp. Biochem. Physiol.*, 11, 223-229.

TEMPLETON J. .R. (1966) — Responses of the lizard nasal salt gland to chronic hypersalemia. *Comp. Biochem. Physiol.*, 18, 563-572.

THREAGOLD L. et HOUSTON A. (1964) — An electron microscope study of the « chloride cell » of *Salmo salar* L. *Exp. Cell Res.*, 34, 1-23.

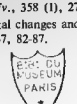
VAN LENNEP E. W. et KOMNICK H. (1970) — Fine structure of the nasal gland in the desert lizard *Uromastix acanthinurus. Cytobiol.*, 2, 47-67.

VERNET R. et GRENOT C. (1973) — Etude du milieu et structure trophique du peuplement reptilien dans le Grand Erg Occidental (Sahara algérien). *C. R. Soc. Biogéogr.*, 433. 112-123.

WIEDNER G. et WRIGHT E. W. (1975) — The role of the lateral intercellular spaces in the control of ion permeation across the rabbit gallbladder. *Pflugers Archiv.*, 358 (1), 27-40.

ZAKS N. G. et SOKOLOVA M. M. (1961) — Developmental changes and species differences in the salt glands of certain marine birds. *Sechenov Physiol. J. USSR*, 47, 82-87.

distribué le 27 février 1986



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES FIGURES :

a.i.o., artère infra-orbitaire
a.s.o., artère supra-orbitaire
c., cornet (ou conque)
c.ch., chambre choanale
c.coll.gl.n., canal collecteur de la glande nasale
c.J., canal de l'organe de Jacobson
c.l., c.l.1, c.l.2, canal lacrymal (double chez les Varanidés)
c.exc.gl.n., canal excréteur de la glande nasale
c.p., chambre nasale principale (ou cavum)
c.p.l., chambre principale latérale
c.sp., canal spiral de l'organe de Jacobson
ch., ouverture choanale
ch.int., ch.ext., choanes « internes » ou « externes »
ch.vest., chorion vestibulaire
e.c., cartilage ectochoanal
f., frontal
f.ch.l., fissure choanale latérale
gl.n., glande nasale externe
l.t.a., *lamina transversalis anterior*
m.n., muscles narinaires
mx., maxillaire
n., nasal
n.ext., narine externe
n.olf., nerf olfactif
n.v.n., nerf vomérонasal
n.V, nerf trijumeau
n.Vi.o., branche infra-orbitaire
n.Vl., n.Vm., branche latérale ou médiale ethmoïdienne
n.Vlp., branche palatine du nerf facial
o.l.a., o.l.p., orifice lacrymal antérieur ou postérieur
o.c.J., orifice du canal de Jacobson
o.gl.n., orifice de la glande nasale externe
o.J., organe de Jacobson
p., palatin
p.al.inf., p.al.sup., processus alaire inférieur ou supérieur
p.f., préfrontal
p.mx., prémaxillaire
p.n., cartilage paranasal
p.s., cartilage paraseptal
p.s.ant., p.s.post., p.s.l., paraseptal antérieur, postérieur ou latéral
p.t., cartilage pariétotectal
s.ch., sillon choanal
s.i.o., septum interorbitaire
s.mx., septomaxillaire
s.n., septum nasal
v., vomer
v.mx., veine maxillaire
v.o.n., veine orbito-nasale
vest., vestibule nasal

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

A. — Disposition des fosses nasales d'*Agama mutabilis* (vue dorsale).

Du côté gauche, la paroi dorsale a été entaillée de façon à montrer la communication postérieure (↓) entre le conduit vestibulaire (vest.) et la chambre principale (c.p.) ainsi que l'ouverture des choanes (ch.).

B. — Disposition des fosses nasales et de leurs annexes chez *Eremias guttulata* (coupe transversale, trioxyhématéine ferrique — picro-indigo-carmin, × 47).

La glande nasale externe (gl.n.) s'étend dorsolatéralement au cavum. Son orifice (o.gl.n.) précède immédiatement la communication entre le vestibule (vest.) et la chambre principale (c.p.).

C. — Epithélium olfactif tapissant une partie de la chambre nasale principale de *Dipsosaurus dorsalis* (trioxyhématéine ferrique — picro-indigo-carmin, × 400).

Les noyaux des cellules de soutien (c.sout.) constituent les rangées les plus superficielles, ceux des cellules sensorielles (c.sens.) les rangées profondes. Des glandes de Bowman (gl.B) percent le revêtement. Le chorion est richement vascularisé. cap., capillaire.

D. — Epithélium « respiratoire » revêtant une partie de la chambre nasale principale chez *Uromastix acanthinurus* (glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 520).

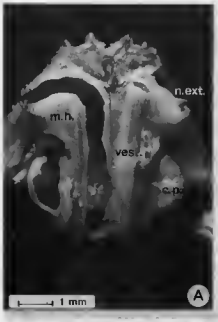
L'épithélium respiratoire est caractérisé par la présence de cellules de soutien ciliées (c.cil.) et comprend en outre, selon les régions, des mucocytes caliciformes (c.muq.) et des cellules érythrophiles (c.éryt.), en proportions variables. Des glandes muqueuses (gl.muq.), simples, se constituent dans certaines régions.

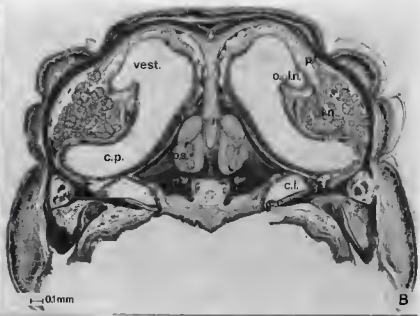
E et F. — Glande nasale d'*Agama mutabilis* : (E) revêtement tubulaire, glutaraldéhyde 3 %, × 3500 ; (B) vue générale, trioxyhématéine — picro-indigo-carmin, × 90.

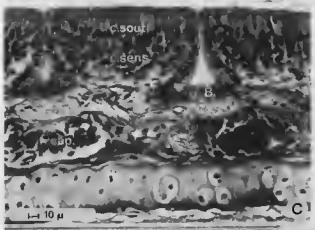
La glande nasale comprend un nombre restreint de tubules glandulaires (tub.gl.) peu ramifiés, à lumière large et à revêtement uniforme, lequel renferme des cellules glandulaires classiques, séromuqueuses (c.sér.muq.), disséminées parmi des cellules « à sels » (c.s.) « claires » ou « sombres » munies d'une bordure apicale villositaire (vill.).

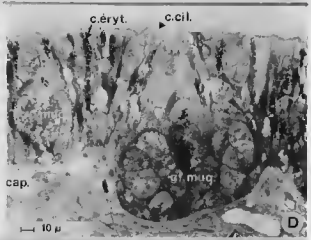
c.exc., canal excréteur ; c.l., canal lacrymal ; c.p., chambre nasale principale ; c.s., cellule à sels « sombre » ; c.sér.muq., cellule séromuqueuse ; cap., capillaire ; ch., choane ; e.c., ectochoanal ; gl.n., glande nasale ; m.n., muscles narinaires ; n.ext., narine externe ; o.gl.n., orifice de la glande nasale ; p.n., paranasal ; p.s., paraseptal ; p.t., pariétotectal ; s.n., septum nasal ; tub.gl., tubule glandulaire ; vest., vestibule ; vill., villosités apicales.

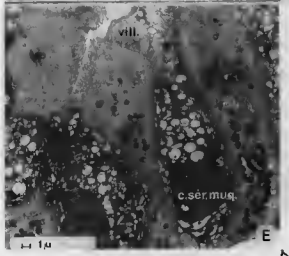
Source : MNHN, Paris

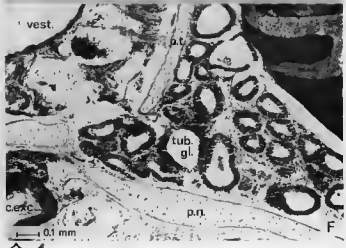












Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

A. — Glande nasale d'*Agama bibroni*, glutaraldéhyde 3 %, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 560.

Les cellules « à sels » (c.s.) présentent un cytoplasme dense envahi par de nombreuses mitochondries et possèdent des villosités apicales (vill.). Elles alternent toujours avec des cellules séromuqueuses (c.sér.muq.).

B. — Glande nasale d'*Agama agama*, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semifine, bleu de toluidine, × 520.

La lumière du tubule glandulaire reste large et le revêtement uniforme, alliant cellules « à sels » (c.s.) et cellules glandulaires classiques (c.sér. muq.). Les coussinets de villosités apicales (vill.) apparaissent clairement.

C. — Glande nasale externe d'*Amphibolurus ornatus*, coupe transversale, fuchsine paraldéhyde, × 90.

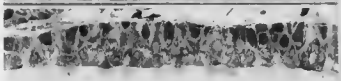
La glande nasale externe comporte un nombre restreint de tubules (tub.gl.) peu ramifiés, à lumière large et à revêtement glandulaire classique, uniforme.

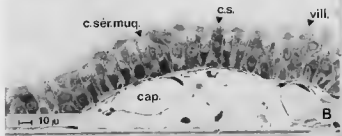
D et E. — Glande nasale externe d'*Uromastix acanthinurus*, portion tubulaire moyenne : (D), interdigitations membranaires latérales, × 13 600 ; (E), prolongements cytoplasmiques basaux, × 7400.

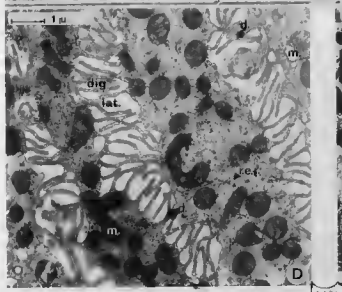
Cellules « claires » (c.cl.) et « sombres » (c.s.) se distinguent par la densité de leur cytoplasme et par leur richesse en mitochondries. Il existe de nombreuses formes intermédiaires. Les prolongements cytoplasmiques basaux (pr.c.cl., pr.c.s.) sont hérissés, comme les parois cellulaires latérales, de replis membranaires transversaux (dig.lat.). Ils définissent des espaces intercellulaires particulièrement complexes.

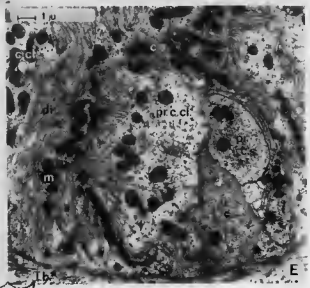
a.s.o., artère supra-orbitaire ; c.cl., cellule à sels « claire » ; c.s., cellule à sels « sombre » ; c.sér.muq., cellule séromuqueuse ; cap., capillaire ; d., desmosome ; dig.lat., digitations membranaires latérales ; l.b., lame basale ; m., mitochondrie ; n.Vl., branche ethmoïdienne latérale ; pr.c.cl., prolongement cytoplasmique de cellule « claire » ; pr.c.s., prolongement de cellule « sombre » ; r.e.r., réticulum endoplasmique rugueux ; tub. gl., tubules glandulaires ; vill., villosités apicales.

Source : MNHN, Paris









MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

A. — Glande nasale externe d'*Uromastix acanthinurus*, portion tubulaire moyenne, en coupe transversale : glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 1800.

Aspect caractéristique, en « parts de tarte », et alternance des cellules à sels « claires » (c.cl.) et « sombres » (c.s.). Des prolongements cytoplasmiques basaux (pr.cyt.) s'immiscent entre les cellules et viennent au contact de la lame basale (l.b.).

B. — Portion tubulaire moyenne, en coupe longitudinale : glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 1800.

Aspect « strié » dû à l'alternance des cellules à sels « claires » (c.cl.) et « sombres » (c.s.) et accentué par la présence de cellules très étirées, bordées de fentes intercellulaires (flèches). Les cellules basales (c.b.) sont peu nombreuses.

C. — Portion tubulaire distale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 6065.

La bordure apicale des cellules à villosités (c.vill.) envahit la lumière du tubule. Les cellules glandulaires classiques (c.muc.sér.) sont emplies de nombreuses vésicules de sécrétion sphériques (vés.). Des prolongements cytoplasmiques de cellules « à sels » (pr.c.cl.) s'immiscent entre elles ou viennent au contact de la lame basale (l.b.).

D. — Portion tubulaire proximale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde ; coupe semi-fine ; bleu de toluidine, × 360.

La portion tubulaire proximale est composée uniquement de cellules à sels « sombres » filiformes. Les prolongements cellulaires y étant développés, la striation est particulièrement nette.

E. — Glande nasale de *Sceloporus poinsetti*, aspect général, coupe transversale, trioxyhématéine — picro-indigo-carmin, × 180.

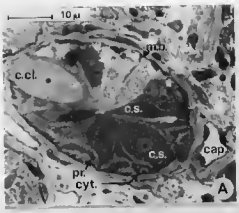
Les segments « striés » (tub.st.), bien que représentant une faible portion du tubule glandulaire, occupent un volume important. Leur aspect est homogène. Les cellules basales (c.b.) sont plus abondantes dans l'arbre collecteur (tub.coll.).

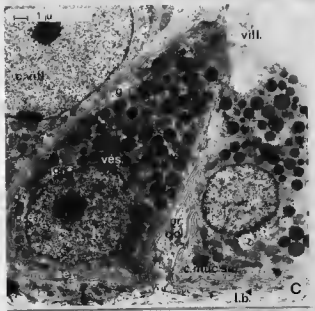
F. — Glande nasale de *Sceloporus undulatus*, trichrome un temps, × 450.

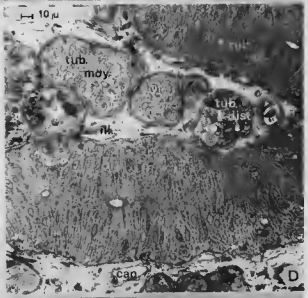
Les capillaires (cap.) enserrent les segments « striés » (tub.st.). Leur striation basale, particulièrement nette, est due à la présence de nombreuses expansions cytoplasmiques filiformes (pr.cyt.). Les segments distaux (tub.dist.) sont caractérisés par la présence de cellules mucoséreuses (c.muc.sér.) à aspect vacuolaire et de cellules à villosités apicales (c.vill.).

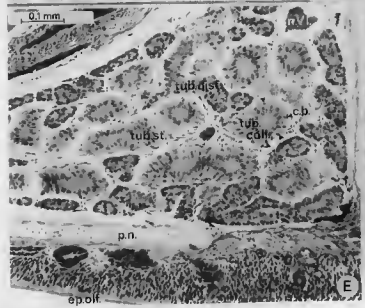
c.b., cellule basale ; c.cl., cellule à sels « claire » ; c.muc.sér., cellule mucoséreuse ; c.s., cellule à sels « sombre » ; c.vill., cellule à villosités apicales ; cap., capillaire ; ép.olf., épithélium olfactif ; g., ensemble golgien ; l.b., lame basale ; m., mitochondrie ; p.n., paranasal ; pr.c.cl., pr.cyt., prolongements cytoplasmiques basaux ; r.e.r., réticulum endoplasmique rugueux ; tub.coll., tubules collecteurs ; tub.dist., portion tubulaire distale ; tub.moy., tubule moyen ; tub.pr., tubule proximal ; tub.st., tubule « strié » ; vés., vésicules de sécrétion ; vill., villosités apicales.

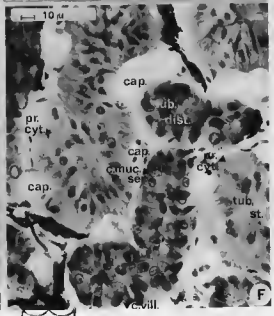
Source : MNHN, Paris











Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

A. — Glande nasale de *Sceloporus magister*, coupe transversale, trioxyhématéine - picro-indigo-carmin, × 110.

Les portions « striées » (tub.st.), de diamètre réduit, paraissent moins développées que chez *Sceloporus poinsetti*.

B. — Glande nasale d'*Uta stansburiana*, trioxyhématéine — picro-indigo-carmin, × 225.

Les portions « striées » (tub.st.) occupent environ la moitié de la glande et rappellent celles de *Sceloporus poinsetti*. Les cellules « à sels » ont un aspect homogène.

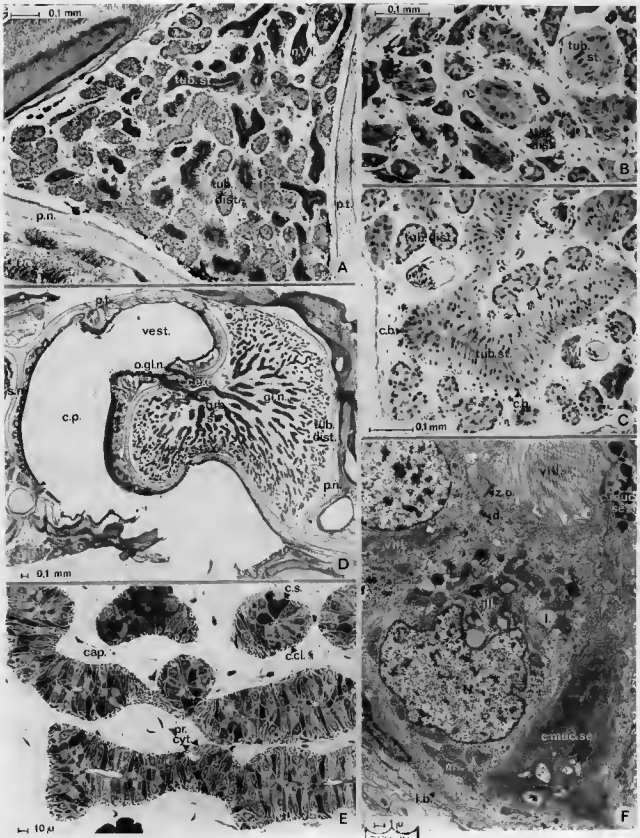
C. — Glande nasale de *Cophosaurus texanus*, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 180.

Bien que peu nombreux, les segments « striés » (tub.st.), de diamètre important, représentent une large portion de la glande nasale. La striation accusée est due à la présence de nombreux prolongements cytoplasmiques basaux filiformes (flèches).

D. E et F. — Glande nasale externe de *Sauromalus obesus* : (D), Organisation générale, coupe transversale, trichrome Gabe-Martoja, × 30 ; (E), Segments « striés », portion tubulaire moyenne, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 360 ; (F), Cellule à bordure apicale villositaire, portion tubulaire distale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 4500.

c.b., cellule basale ; c.cl., cellule à sels « claire » ; c.muc.sér., cellule mucoséreuse ; c.p., chambre nasale principale ; c.s., cellule à sels « sombre » ; c.vil., cellule à villosités apicales ; cap., capillaire ; d., desmosome ; gl.n., glande nasale ; l., lipofuscine ; l.b., lame basale ; m., mitochondrie ; N., noyau ; n.VI., nerf V latéral ; o.gl.n., orifice de la glande nasale ; p.n., paranasal ; p.s., paraseptal ; p.t., pariétotectal ; pr.cyt., prolongements cytoplasmiques ; s.n., septum nasal ; tub.dist., tubule distal ; tub.st., tubule « strié » ; vest., vestibule ; vill., villosités apicales ; z.o., *zonula occludens*.

Source : MNHN, Paris



BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

A à C. — Glande nasale externe de *Dipsosaurus dorsalis* : (A), Segment tubulaire moyen, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 450 ; Segment tubulaire proximal : (B), trioxyhématéine — picro-indigo-carmin, × 280 ; (C), glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 7425.

La striation transversale est très marquée, notamment dans la région basale des cellules, entaillée par de nombreux prolongements cytoplasmiques (pr.cyt.) filiformes. Les digitations membranaires latérales (dig.lat.) paraissent particulièrement développées. Cellules à sels « claires » (c.cl.) et « sombres » (c.s.) alternent.

La portion tubulaire proximale est caractérisée par l'apparence bistratifiée de son revêtement, due à la présence de nombreuses cellules basales (c.b.).

D. — Glande nasale de *Ctenosaura pectinata*, branchements successifs du tubule séréteur, trioxyhématéine — picro-indigo-carmin, × 360.

La glande nasale externe, particulièrement développée, possède une organisation rayonnée. Les tubules sécréteurs sont garnis en majeure partie de cellules à sels « claires » (c.cl.) et « sombres » (c.s.).

E. — Glande nasale de *Phrynosoma modestum*, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 450.

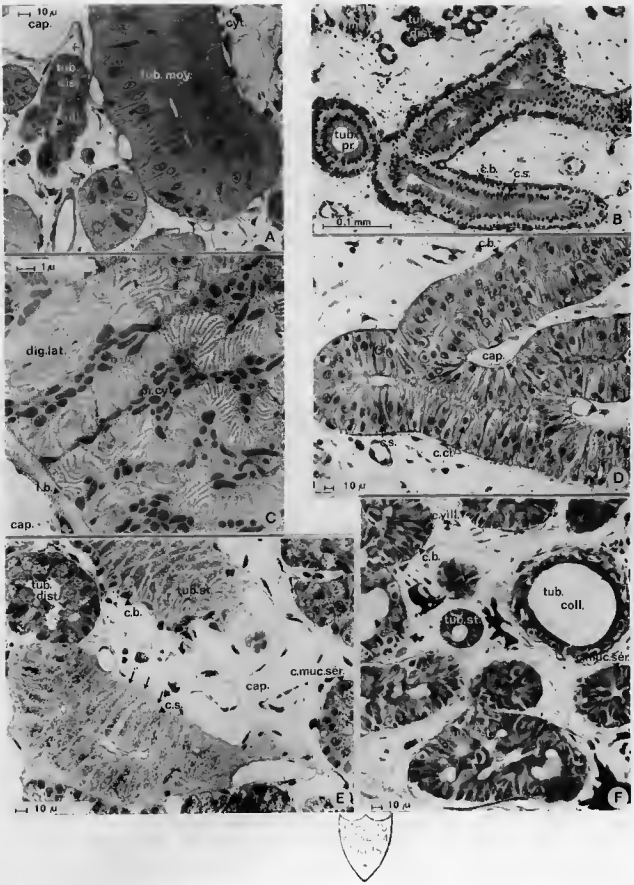
Les segments « striés » (tub.st.) sont bien développés et leur striation nette (flèches) mais les cellules « à sels » ont un aspect homogène, « sombre » (c.s.). Les capillaires (cap.) côtoient intimement les portions tubulaires « striées ».

F. — Glande nasale de *Plica umbra*, trioxyhématéine — picro-indigo-carmin, × 360.

Les tubules glandulaires, en nombre restreint, à lumière irrégulière, sont composés de cellules mucoséreuses (c.muc.sér.), excepté sur une courte portion proximale « striée » (tub.st.). Au niveau de l'arbre collecteur (tub.coll.), le diamètre tubulaire augmente, mais l'épithélium reste bas.

c.b., cellule basale ; c.cl., cellule à sels « claire » ; c.muc.sér., cellule mucoséreuse ; c.s., cellule à sels « sombre » ; c.vill., cellule à villosités apicales ; cap., capillaire ; dig.lat., digitations membranaires latérales ; l.b., lame basale ; pr.cyt., prolongements cytoplasmiques basaux ; tub.moy., portion tubulaire moyenne ; tub.pr., portion proximale ; tub.st., portion « striée » ; vill., villosités apicales.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

A. — Glande nasale d'*Acanthodactylus boskianus* : portions tubulaires distales et proximales, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 325. (B), trichrome Gabe-Martoja, × 400 ;

Dans leur partie distale (tub.dist.), les tubules glandulaires sont revêtus de deux catégories cellulaires alternant régulièrement : des cellules séreuses (c.sér.) renflées et des cellules mucoséreuses (c.muc.sér.) étirées. Dans leur portion proximale (tub.st.), ils sont garnis exclusivement de cellules « à sels » et la striation basale est particulièrement nette (flèches). Des capillaires (cap.) enserrent étroitement les segments « striés ».

B. — Glande nasale d'*Acanthodactylus inornatus*, portion tubulaire distale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 4500.

Les cellules séreuses (c.sér.), renflées, à noyau (N.) basal, sont en grande partie occupées par de grosses vésicules protéiques. Les cellules mucoséreuses (c.muc.sér.), étroites, à noyau (N.) allongé et apical, sont comprimées par les précédentes et présentent seulement quelques vésicules de sécrétion. La lumière (l.) du tubule est très réduite.

C. — Glande nasale d'*Acanthodactylus pardalis*, portion tubulaire « striée » région basale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 4500.

Les digitations membranaires latérales (dig.lat.) s'étendent jusqu'au pôle apical. Elles paraissent encore plus fournies dans la région basale, morcelée par les nombreux prolongements cytoplasmiques filiformes (pr.cyt.) et indentée par les capillaires (cap.).

D. — Glande nasale d'*Iguana iguana*, segment strié, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 4950.

La portion moyenne et proximale du tubule glandulaire comporte, comme chez *Sauromalus obesus*, des cellules à sels « claires » (c.cl.) et « sombres » (c.s.) possédant des replis membranaires latéraux et des prolongements basaux.

E. — Glande nasale de *Lacerta viridis*, trioxyhématéine-picro-indigo-carmin, × 450.

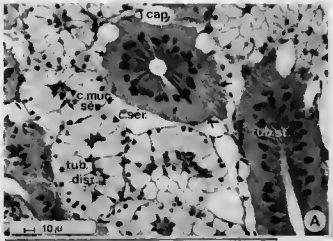
La glande nasale est développée, mais les segments « striés » (tub.st.), de diamètre réduit, occupent un volume restreint. Les cellules « à sels » qui les revêtent présentent un aspect uniforme. Les portions tubulaires distales (tub.dis.) regroupent des cellules séreuses (c.sér.) et des cellules mucoséreuses (c.muc.sér.).

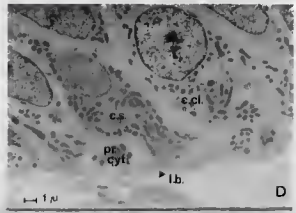
F. — Glande nasale de *Lacerta agilis*, trioxyhématéine-picro-indigo-carmin, × 250.

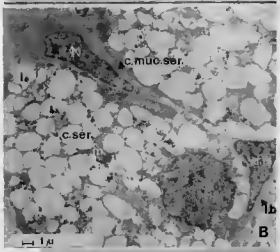
Le tissu conjonctif paraît très réduit. Les segments « striés » (tub.st.) occupent un volume important.

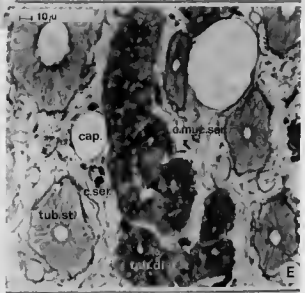
c.b., cellule basale ; c.cl., cellule à sels « claire » ; c.muc.sér., cellule mucoséreuse ; c.s., cellule à sels « sombre » ; c.sér., cellule séreuse ; cap., capillaire ; dig.lat., digitations membranaires latérales : l., lumière du tubule ; b., basale ; m., mitochondrie ; N., noyau ; pr.cyt., prolongement cytoplasmique de cellule « à sels » ; tub.dist., portion tubulaire distale ; tub.st., segment « strié ».

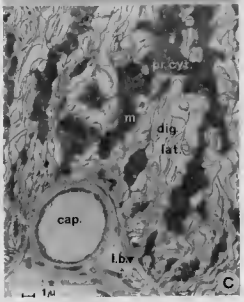
Source : MNHN, Paris

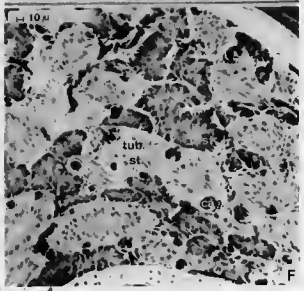












Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

A. — Glande nasale d'*Eremias guttulata*, trioxyhématéine-picro-indigo-carmin, × 225.

Comme chez *Acanthodactylus boskianus* ou *pardalis*, les portions tubulaires proximales présentent une nette striation basale.

B. — Glande nasale de *Cnemidophorus tigris*, trioxyhématéine-picro-indigo-carmin, × 55.

La glande nasale apparaît développée, mais une grande partie de son volume est représentée par la dilatation ampullaire du canal collecteur (c.coll.). Le diamètre des segments « striés » (tub.st.) n'excède pas celui des tubules distaux (tub.dist.) tapissés de cellules séromuqueuses.

C. — Glande nasale d'*Ameiva ameiva* : tubules glandulaires, hémalun-bleu alcyan, × 360.

Les portions tubulaires distales (tub.dist.) sont essentiellement revêtues de cellules séromuqueuses. Les portions « striées » (tub.st.), de faible diamètre, renferment des cellules « à sels » peu différenciées.

D. — Glande nasale de *Lacerta (Zootoca) vivipara*, trichrome Gabe-Martoja, × 360.

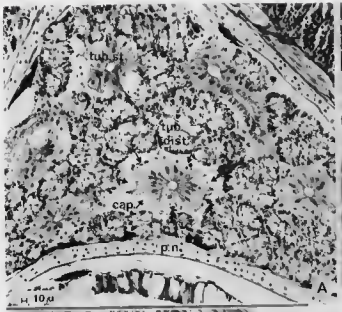
La glande comprend en majeure partie des tubules glandulaires classiques (tub.dist.), revêtus essentiellement de cellules séreuses à noyau basal et de quelques cellules mucoséreuses étroites. Les segments « striés » sont peu développés.

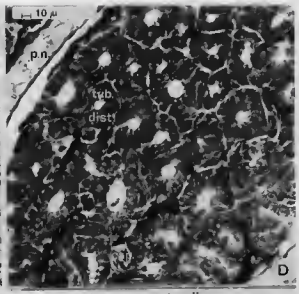
E et F. — Glande nasale de *Tiliqua rugosa* : (E) revêtement des tubules glandulaires, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 450 : (F), portion tubulaire moyenne, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 11150 ;

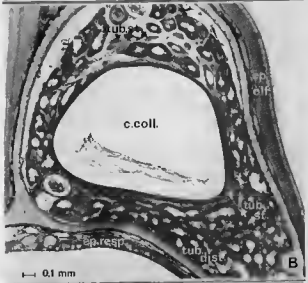
La différenciation des cellules « à sels » (c.s.) s'accroît dans la portion tubulaire moyenne (tub.moy.), mais les cellules glandulaires classiques (c.muc.sér.) sont toujours présentes. La région basale du revêtement apparaît plus complexe, les prolongements cytoplasmiques (pr.cyt.) étant plus allongés et les digitations membranaires (dig.lat.) plus nombreuses. L'arbre collecteur (tub.coll.) est garni des mêmes éléments cellulaires, mais les cellules basales (c.b.) y sont plus fréquentes.

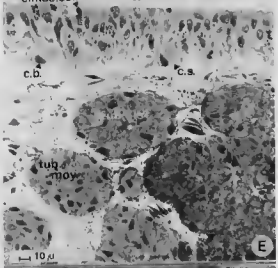
c.b., cellule basale ; c.coll., canal collecteur ; c.muc.sér., cellule mucoséreuse ; c.s., cellule à sels « sombre » ; cap., capillaire ; dig.lat., digitations membranaires latérales ; ép.olf., épithélium olfactif ; ép. resp., épithélium respiratoire ; l., lipofuscine ; l.b., lame basale ; m., mitochondrie ; p.n., paranasal ; pr.cyt., prolongement cytoplasmique ; r.e.r., réticulum endoplasmique rugueux ; tub.coll., tubule collecteur ; tub.dist., portion tubulaire distale ; tub.moy., portion moyenne ; tub.st., segment « strié ».

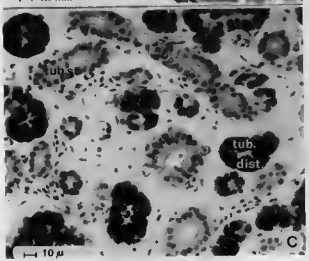
Source : MNHN, Paris

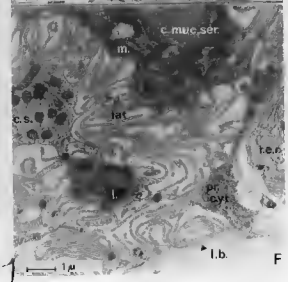












Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

A à C. — Glande nasale de *Scincus scincus* : (A), vue générale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 360 ; (B), portion tubulaire « striée », glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 3375 ; (C), portion tubulaire distale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 3000.

Bien que leur diamètre soit réduit, les segments « striés » (tub.st.) occupent environ la moitié de la glande. Ils comportent des cellules « claires » (c.cl.) et « sombres » (c.s.) dont le tiers basal est indenté par de longues digitations membranaires. Le revêtement de la portion tubulaire distale (tub.dist.) est dominé par des cellules séromuqueuses (c.sér.muq.) qui compriment des cellules étroites, dépourvues de tout produit de sécrétion figuré et proches des cellules « à sels » (c.2).

D. — Glande nasale de *Tropiocolotes tripolitanus*, aspect général, hémalun-bleu alcyan, × 450.

Les portions tubulaires « striées » (tub.st.) sont peu développées et les espaces intercellulaires peu marqués. Les portions distales (tub.dist.), de loin les plus nombreuses, comportent deux types de cellules glandulaires classiques, tous deux mucoséreux (c.muc.sér.1, c.muc.sér.2).

E. — Glande nasale de *Varanus griseus*, différenciation des portions tubulaires, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 225.

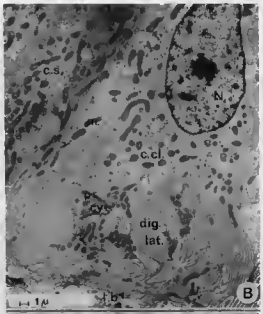
Les portions tubulaires distales (tub.dist.) sont caractérisées par la présence de cellules glandulaires classiques, les portions proximales (tub.st.) par la présence exclusive de cellules « à sels », d'aspect homogène, plutôt sombre. La striation est marquée par les espaces intercellulaires et par les nombreux prolongements cytoplasmiques basaux (pr.cyt.).

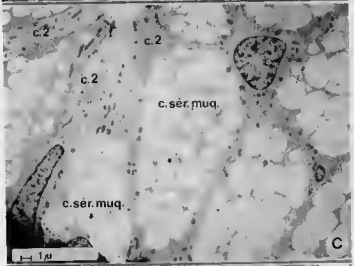
F. — Glande nasale de *Tarentola mauritanica*, aspect général, trioxyhématéine-picro-indigo-carmin, × 400.

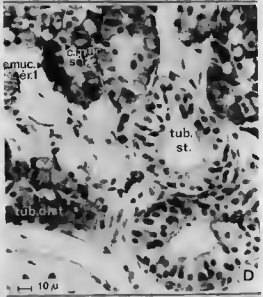
Les segments « striés » (tub.st.), faiblement développés, sont revêtus d'un épithélium bas.

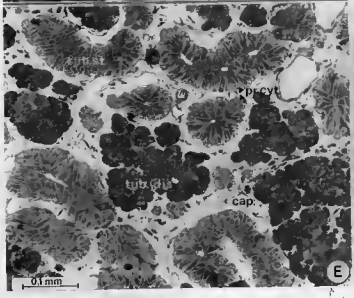
c.cl., cellule à sels « claire » ; c.muc.sér.1, c.muc.sér.2, cellules mucoséreuses ; c.s., cellule à sels « sombre » ; c.sér.muq., cellule séromuqueuse ; c.2, cellule préfigurant la cellule à sels ; cap., capillaire ; dig.lat., digitations membranaires latérales ; l.b., lame basale ; m., mitochondrie ; N., noyau ; n.Vl., nerf V latéral ; pr.cyt., prolongements cytoplasmiques basaux ; tub.dist., portion tubulaire distale ; tub.st., portion « striée ».

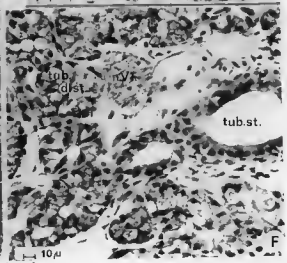
Source : MNHN, Paris











Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

A et B. — Glande nasale de *Varanus griseus* : Portion tubulaire distale (A), glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 6750 ; Portion tubulaire « striée » (B), glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 6750.

Le revêtement tubulaire distal est constitué par deux catégories cellulaires alternées : des cellules muco-séreuses (c.muc.sér.), renflées, emplies de vésicules de sécrétion (vés.) et des cellules prismatiques ou coniques (c.2), plus étroites, dont certaines portent de petits granules de sécrétion (vés.) apicaux ; la lumière (l.) du tubule est très réduite.

La portion « striée » est composée essentiellement de cellules « à sels », d'aspects peu tranchés. Les digitations membranaires latérales (dig.lat.) et les prolongements cytoplasmiques basaux (pr.cyt.) sont développés.

C à E. — Histoenzymologie de la glande à sels.

(C) Glande nasale de *Dipsosaurus dorsalis*, activité ATPasique des segments « striés », substrat ATP-di-Na, incubation 30 mn, × 1150.

La réaction, très forte dans les cellules « à sels », à l'exception de la zone nucléaire, fait ressortir les prolongements cytoplasmiques basaux (flèches).

(D) Glande nasale de *Sauromalus obesus*, activité succino-déshydrogénasique des tubules sécréteurs, substrat di-Na-succinate, NBT, incubation 20 mn, × 360.

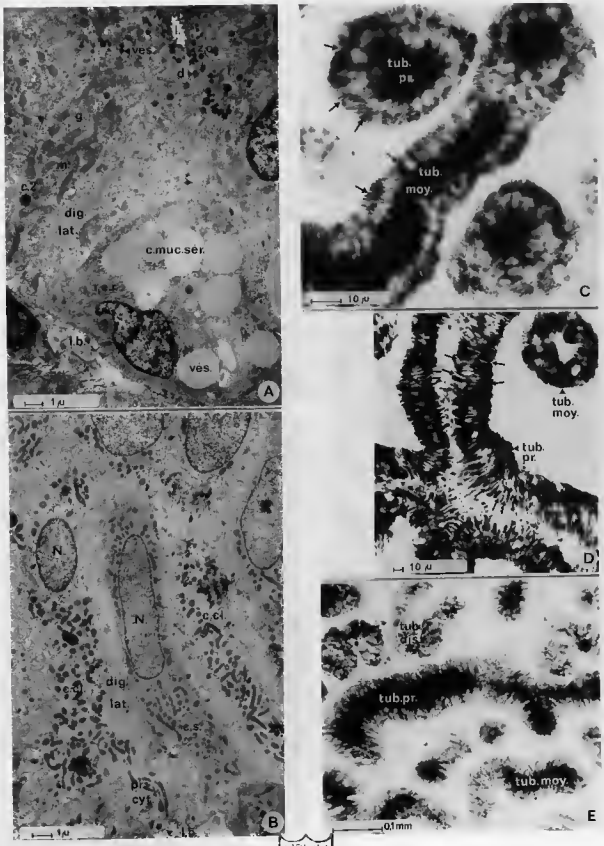
Les espaces intercellulaires (flèches) sont particulièrement marqués au niveau proximal (tub.pr.).

(E) Glande nasale d'*Uromastix acanthinurus*, activité isocitrate-déshydrogénasique des tubules sécréteurs, substrat tri-Na-DL-isocitrate, NBT, incubation 30 mn, × 200.

La réaction est surtout marquée au niveau tubulaire moyen (tub.moy.) ou proximal (tub.pr.). La striation du tubule apparaît nettement.

c.cl., cellule à sels « claire » ; c.muc.sér., cellule mucoséreuse ; c.s., cellule à sels « sombre » ; c.2, second type cellulaire distal ; d., desmosome ; dig.lat., digitations membranaires latérales ; g., ensemble golgien ; l., lumière du tubule ; l.b., lame basale ; m., mitochondrie ; N., noyau ; pr.cyt., prolongement cytoplasmique basal ; tub.dist., portion tubulaire distale ; r.e.r., réticulum endoplasmique rugueux ; tub.moy., portion tubulaire moyenne ; tub.pr., portion proximale ; vés., vésicule de sécrétion ; z.o., *zonula occludens*.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

Glande nasale d'*Uromastix acanthinurus*, modifications ultrastructurales après surcharges expérimentales.

A et B. — Surcharges en KCl : (A) aspect général des tubules, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine, × 400 ; (B), portion tubulaire moyenne, coupe transversale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 4200.

Après les surcharges en KCl, l'opposition entre cellules « claires » (c.cl.) et cellules « sombres » (c.s.) est marquée. A la base du revêtement, s'observent des cellules (c.b.) à cytoplasme dense. Les espaces intercellulaires sont dilatés.

C et D. — Surcharges en eau : (C), portion tubulaire proximale, coupe longitudinale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 450 ; (D), portion tubulaire moyenne, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 11150.

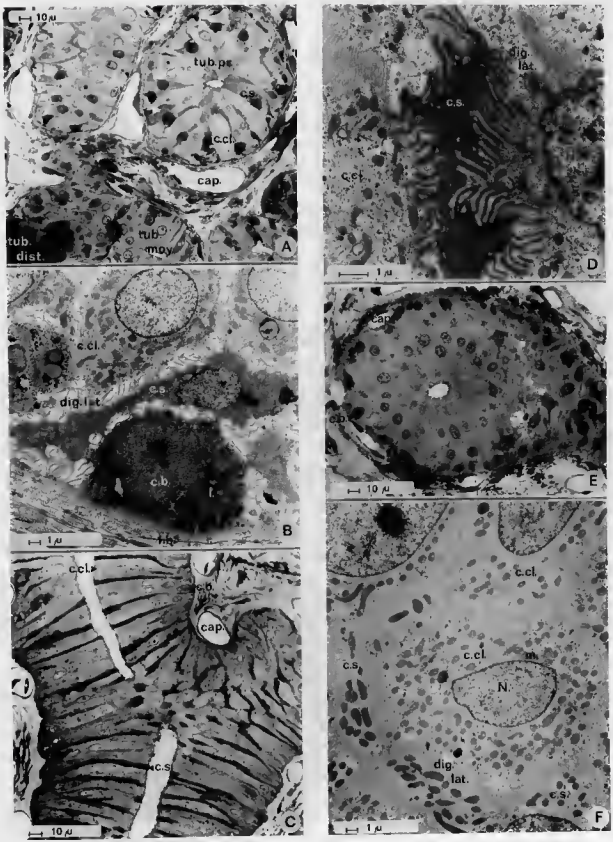
Parmi les cellules « à sels », s'observent des éléments « sombres » et « clairs » et diverses formes intermédiaires. Au niveau tubulaire proximal, les cellules « sombres » (c.s.), à allure particulièrement étriquée, contrastent fortement avec les cellules « claires » (c.cl.). Les espaces intercellulaires sont très réduits.

E et F. — Surcharges en NaCl : (E), portion tubulaire proximale, coupe transversale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, coupe semi-fine, bleu de toluidine × 450 ; (F), portion tubulaire moyenne, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 4500.

Les cellules à sels « claires » (c.cl.) et « sombres » (c.s.) revêtent des aspects beaucoup plus homogènes, notamment au niveau tubulaire moyen. Au niveau proximal, les cellules à cytoplasme très dense (c.s.) sont rares. Des cellules basales (c.b.), fortement basophiles, sont présentes, comme après les surcharges en KCl. Les digitations membranaires latérales (dig.lat.) sont développées, mais les espaces intercellulaires réduits.

c.b., cellule basale ; c.cl., cellule à sels « claire » ; c.s., cellule « sombre » ; cap., capillaire ; dig.lat., digitations membranaires latérales ; l., lipofuscine ; l.b., lame basale ; m., mitochondrie ; N., noyau ; tub.dist., portion tubulaire distale ; tub.moy., portion moyenne ; tub.pr., portion proximale.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI

Embryogénèse de la glande nasale externe.

A. — *Lacerta vivipara*, stade 34, coupe transversale, hémalun-bleu alcyan, × 78.

L'invagination de la placode olfactive a donné naissance à l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson (o.J.) et de la chambre nasale principale (c.p.). Le recourbement latéral de cette dernière (c.p.l.) amorce la formation du cornet (c.).

B et C. — *Lacerta vivipara*, stade 36, coupes transversales, hémalun-bleu alcyan, × 90.

L'épithélium respiratoire s'étend progressivement dans l'angle inférolatéral du cavum (c.p.) et sur la paroi antorbitaire. Le cornet (c.) est bien marqué. La glande nasale (gl.n.) comporte 3 ou 4 tubules ramifiés occupant le cavum conchale, incomplètement clos à ce stade. Le canal lacrymal (c.l.), plein, progresse vers l'avant, fusionnant avec la fissure choanale latérale (f.ch.l.) et s'étirant jusqu'au canal de l'organe de Jacobson (c.J.).

D. — *Lacerta vivipara*, stade 40, coupe transversale, hémalun-bleu alcyan, × 90.

Alors que le conduit vestibulaire (vest.) se creuse par la lyse des cellules embryonnaires isodiamétriques, le canal collecteur (flèche) de la glande nasale voit sa lumière se constituer.

E. — *Lacerta vivipara*, stade 39, coupe transversale, hémalun-bleu alcyan-orangé G, × 90.

La différenciation des épithéliums tapissant la chambre principale (c.p.) est amorcée ; en particulier, à la base de l'épithélium olfactif (ép.olf.) apparaissent des glandes de Bowman (gl.B.). La glande nasale (gl.n.) s'étend, par des ramifications tubulaires de plus en plus nombreuses, dans le cavum conchale, maintenant clos. Toutes les parties de la capsule cartilagineuse (l.t.a., p.t., p.n., p.s.) sont présentes.

F. — *Lacerta lepida*, 7 jours avant l'éclosion, aspect général de la glande nasale, trioxyhématéine-picro-indigocarmin, × 250.

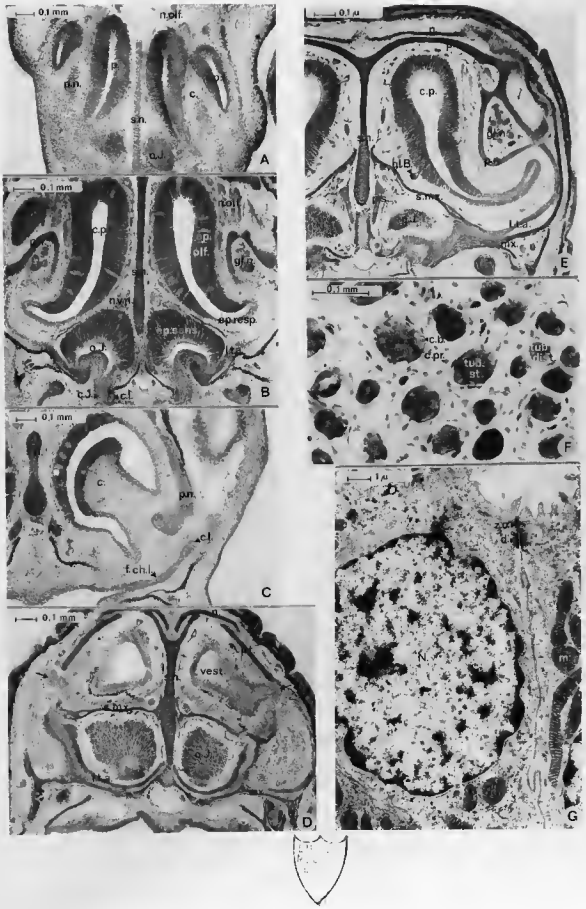
Les futurs « segments striés » (tub.st.) ont un diamètre double de celui des segments distaux (tub.dist.). Les cellules sont régulièrement disposées et ont un aspect homogène.

G. — *Lacerta viridis*, 7 jours avant l'éclosion, portion tubulaire « striée », cellule principale, glutaraldéhyde-paraformaldéhyde, × 10000.

Le rapport nucléo-cytoplasmique est encore élevé. Les parois cellulaires latérales sont pratiquement rectilignes. L'équipement mitochondrial est important.

c., cornet ; c.b., cellule basale ; c.J., canal de l'organe de Jacobson ; c.l., canal lacrymal ; c.p., chambre nasale principale ; c.p.l., récessus latéral de la chambre principale ; c.pr., cellule principale ; d., desmosome ; ép.olf., épithélium olfactif ; ép.resp., épithélium respiratoire ; ép.sens., épithélium sensoriel voméronasal ; f.ch.l., fissure choanale latérale ; gl.B., glande de Bowman ; gl.n., glande nasale ; l.t.a., *lamina transversalis anterior* ; m., mitochondrie ; mx., maxillaire ; n., nasal ; N., noyau ; n.olf., nerf olfactif ; n.v.n., nerf voméronasal ; o.J., organe de Jacobson ; p.n., paranasal ; p.s., paraseptal ; p.t., parlétotectal ; s.mx., septomaxillaire ; s.n., septum nasal ; tub.dist., portion tubulaire distale ; tub.st., portion « striée » ; v., vomer ; vest., vestibule ; z.o., *zonula occludens*.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Dépôt légal : Février 1986.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 012 T 69

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Zoologie

Derniers volumes parus :

T. 123 — Deuxième symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés, 13-17 avril 1981. 1982.

T. 124 — Révision des Cératocanthides (Coleoptera scarabaeoidea) d'Amérique du Sud, par Renaud Paulian. 1982.

T. 125 — Ascidies antarctiques et subantarctiques : morpbologie et biogéographie par Claude et Françoise Monniot. 1983.

T. 126 — Ceratopogonidae des Iles Seychelles (Diptera, bematocera), par Jean Clastrier. 1983.

T. 127 — Contribution à l'étude des Oiseaux de Polynésie orientale, par D. T. Holyoak & J. C. Thibault. 1984.

T. 128 — Missions entomologiques en Ethiopie 1976-1982, par Pierre-Claude Rougeot. 1984.

T. 129 — Les Gammariens (Crustacea, Amphipoda) des berbiers de Phanérogames marines de Nouvelle Calédonie (région de Nouméa). 1984.

T. 130 — Revue préliminaire de la tribu des Copiocerini (Ortb. acrididae), par Marius Descamps. 1984.

T. 131 — La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures, par Alain Dubois. 984.

T. 134 — Les gerrhosaurinae de Madagascar Sauria (Cordylidae), par E. R. Brygoo. 1985.

A paraître :

T. 132 — Vertébrés et forêts tropicales bumides d'Afrique et d'Amérique. Entretiens du Muséum 14-16 décembre 1982.

T. 133 — Résultats des campagnes MUSORSTOM I et II. Philippines.

Source : MNHN, Paris

14 MAI 1936

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.
Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.
Alytes. Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), 25, rue Cuvier, 75005 Paris.
Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.
Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.
Cryptogamie (Mycologie, Algologie, Bryologie et Lichénologie). Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.
Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.
Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.
Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.
Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.
Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.
Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Revue de Nématologie. Laboratoire de Zoologie (Vers).

Source MNHN, Paris